

SÉRIE A
N° 3378
N° D'ORDRE
4250

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques BOISTEL

PREMIÈRE THÈSE. — CARACTÉRISTIQUES FONCTIONNELLES DES FIBRES NERVEUSES ET DES RÉCEPTEURS TACTILES ET OLFACTIFS DES INSECTES.

DEUXIÈME THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenue le 3 Avril 1957 devant la Commission d'Examen

MM. MONNIER *Président.*

COUTEAUX..... }
POSSOMPES..... } *Examineurs.*

LIBRAIRIE ARNETTE
2, RUE CASIMIR-DELAVIGNE, 2
PARIS -VI^e

SÉRIE A
N° 3378
N° D'ORDRE
4250

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques BOISTEL

PREMIÈRE THÈSE. — CARACTÉRISTIQUES FONCTIONNELLES DES FIBRES NERVEUSES ET DES RÉCEPTEURS TACTILES ET OLFACTIFS DES INSECTES.

DEUXIÈME THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenue le 3 Avril 1957 devant la Commission d'Examen

MM. MONNIER *Président.*

COUTEAUX..... }
POSSOMPES..... } *Examineurs.*

LIBRAIRIE ARNETTE

2, RUE CASIMIR-DELAVIGNE, 2
PARIS - VI^e





Digitized by the Internet Archive
in 2026

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PERES

PROFESSEURS

G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	JANET	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
FOCH	T Mécanique physique et expérimentale.	PETIT	T Biologie maritime.
PAUTHENIER	T Electrotechnique générale.	QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.
DE BROGLIE	T Théories physiques.	GALLIEN	T Embryologie.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées.	EICHHORN	T Biologie Végétale (P.C.B.).
GARNIER	T Géométrie supérieure.	De CUGNAC	Biologie Végétale (P.C.B.).
PERES	T Mécanique des fluides et applications.	Mlle CAUCHOIS	T Chimie Physique.
LAUGIER	T Physiologie générale.	THELLIER	T Physique du Globe.
M. CURIE	T Physique (S.P.C.N.).	L'HERITIER	T Génétique.
BARRABE	T Géol. struct. et Géol. appliquée.	GRIVET	T Radioélectricité.
G. DARMOIS	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	PONCIN	T Mécanique des fluides.
J. BOURCART	T Géographie physique et Géologie dynamique.	DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.
PLANTEFOL	T Botanique.	QUELET	T Chimie organique.
GRASSE	T Evol. des êtres organisés.	CAGNIARD	T Géophysique appliquée.
PREVOST	T Chimie organique.	CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	CUVILLIER	T Géologie structurale et Géologie appliquée.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	JUNG	T Pétrographie.
WYART	T Minéralogie.	TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.
TEISSIER	T Zoologie.	WIEMANN	T Chimie organique et structurale.
MANGENOT	T Biologie végétale.	JACQUINOT	T Spectroscopie et Physique céleste.
P. AUGER	T Physique quantitative et Relativité.	VASSY	T Physique de l'atmosphère.
MONNIER	T Physiologie des fonctions.	DESTOUCHES	T Théories physiques.
PIVETEAU	T Paléontologie.	M. PRUVOST	T Géologie.
ROCARD	T Physique (E.N.S.).	AMIEL	T Chimie générale (P.C.B.).
H. CARTAN	T Mathématiques (E.N.S.).	HOCART	T Minéralogie.
LAFFITTE	T Chimie Générale.	J.-P. MATHIEU	T Physique (P.C.B.).
FAVARD	T Mécanique Générale.	COUTEAUX	T Biol. animale (P.C.B.).
COULOMB	T Physique du Globe.	MAY	T Biol. animale (P.C.B.).
Mlle COUSIN	T Biologie animale (S.P.C.N.).	CHOQUET	T Calc. différentiel et intégral.
CHRETIEN	T Chimie minérale.	FELDMANN	T Biologie (P.C.B.).
P. DRACH	T Zoologie.	GUINIER	T Physique générale (P.C.B.).
KASTLER	T Physique.	JOST	T Physiologie comparée.
EPHRUSSI	T Génétique.	FORTET	T Calcul des probabilités.
WURMSER	T Biologie physico-chimique.	SCHWARTZ	T Méth. Math. de la Physique.
RIVIERE	T Géologie (S.P.C.N.).	CHOUARD	T Physiologie Végétale.
GAUTHERET	T Biologie Végétale (P.C.B.).	MALAVARD	T Aviation.
LUCAS	T Recherches physiques.	BRELOT	T Calcul différentiel.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	NORMANT	T Chimie organique.
ARNULF	T Optique appliquée.	BENARD	T Chimie (P.C.B.).
M. MORAND	T Enseignement de Physique.	BOUVAT	T Botanique (E.N.S.).
SOLEILLET	T Physique.	DUGUE	T Statistiques mathém.
FORTIER	T Mécanique expérimentale des fluides.	GELOSO	T Chimie (S.P.C.N.).
DANJON	T Astronomie.	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
LAPORTE	T Physique générale et Radioactivité.	ULRICH	T Physiol. Végétale.
		MARECHAL	T Optique théorique et appliquée.

KIRRMANN T Théories chimiques.
 CHADEFAUD Botanique.
 DESTRIAU T Physique (M. P. C.).
 Mlle LE BRETON . T Physiologie générale.
 SALEM T Mathématiques générales.
 LELONG T Mathématiques générales.
 DEVILLERS Anatomie et Histologie
 comparées.
 EHRESMANN . . . T Topologie algébrique.
 FRANÇON Physique (S. P. C. N.).
 GLANGEAUD . . . T Géographie physique et
 Géologie dynamique.
 GODEMENT T Mathématiques (M. P. C.).
 PISOT T Calcul des Probabilités.
 ROCH (E.) T Géologie.
 SCHATZMANN . . . Astrophysique.
 TERMIER T Paléontologie stratigr.
 ZAMANSKY T Mathématiques générales.
 JOLIOT T Physique nucléaire et
 Radioactivité.
 LENNUIER Physique (P. C. B.).
 RIZET Génétique.
 Mme TONNELAT . Théories physiques.
 DIXMIER Mathématiques (M. P. C.).
 SOUCHAY Chimie générale
 AIGRAIN Physique (P.C.B.).
 BRUSSET Chimie minérale.
 M. LEVY Physique théorique.
 LENORMANT . . . Physiologie.
 Mme CHAIX Chimie biologique.
 Mme HUREL-PY . Biol. végétale (P. C. B.).

PIAUX Chimie (P. C. B.).
 BRUN Méc. expér. des fluides.
 LEDERER T Chimie biologique.
 Mme DUBREIL . . T Mathématiques.
 Mme LELONG . . . T Mathématiques (E. N. S.).
 BELLAIR T Géologie (S. P. C. N.).
 COTTE T Physique (M. P. C.).
 DUBOIS J.-E. . . . T Chimie (S. P. C. N.).
 LAMOTTE Zoologie (E. N. S.).
 MICHEL T Chimie (S. P. C. N.).
 OLMER T Energétique générale.
 ROUAULT T Physique (Enseignement).
 GAUTHIER T Mécanique appliquée.
 BARCHEWITZ . . . Chimie physique.
 BROSEL Physique atomique.
 BUSER Biol. animale (P. C. B.).
 CAMUS Biol. végétale (P. C. B.).
 CASTAING Physique générale.
 CURIEN Minéralogie et Cristallog.
 MOYSE Physiologie végétale.
 NOIROT Evolution des êtres organ.
 PANNETIER Chimie (P. C. B.).
 POSSOMPES Biol. animale (P. C. B.).
 PULLMANN Chimie théorique.
 TEILLAC Physique nucléaire et
 Radioactivité.
 TONNELAT Biol. physico-chimique.
 VILLE Econométrie.
 WILLEMART Chimie (P. C. B.).

Secrétaire Général C. MONIER

A LA MEMOIRE DE MON GRAND-PERE

ALPHONSE BOISTEL

Professeur de Droit Civil à l'Université de Paris

AUX MIENS

A MON MAITRE ET PRESIDENT DE THESE

A.-M. MONNIER

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

AVANT-PROPOS

Ce travail a été effectué sous la direction de Monsieur le Professeur MONNIER. C'est dans son Laboratoire que j'ai appris les techniques électrophysiologiques les plus diverses. Aussi bien lors de mes débuts que lorsque je me suis intéressé plus particulièrement à l'étude du système nerveux des Insectes, j'ai pu profiter de sa grande expérience et de ses précieux conseils. Ses nombreuses marques de sympathie, de même que celles de Madame MONNIER, m'ont encouragé durant mes recherches. Je tiens à leur témoigner à tous deux ma profonde reconnaissance et mon respectueux attachement.

Je dois à mon ami le Professeur CORABŒUF, avec lequel j'ai travaillé en collaboration étroite pendant quatre ans, de m'avoir initié aux techniques microélectrophysiologiques. Sa participation généreuse à mes recherches et aux interprétations de mes résultats, m'a été très profitable. Je lui exprime ma vive reconnaissance et ma profonde affection.

Le Professeur LENORMANT a été pour moi, en maintes occasions, un conseiller très sûr. Au cours de la rédaction de ce travail, il m'a apporté une aide précieuse. Je lui témoigne mes sentiments reconnaissants et ma respectueuse affection.

Au Professeur FESSARD, qui m'a accordé à plusieurs reprises des entretiens fort instructifs, j'exprimerai ma respectueuse gratitude pour l'intérêt bienveillant qu'il m'a témoigné.

Monsieur le Professeur GASSER a bien voulu me communiquer de remarquables documents photographiques et m'a prodigué ses précieux conseils ; qu'il me soit permis de lui exprimer ma profonde gratitude.

Je tiens à remercier tout particulièrement le Docteur BERNHARDT, de l'Institut du Cancer de Villejuif, qui a eu l'extrême obligeance d'effectuer au microscope électronique des photographies de microélectrodes.

J'exprime également ma gratitude à Monsieur CHAUVIN et à Monsieur Jacques LECOMTE, un de ses élèves, qui m'ont apporté une aide précieuse au cours de mes recherches d'électrophysiologie sensorielle, ainsi qu'à Madame GUERIN, qui a bien voulu me communiquer des microphotographies de fibres nerveuses d'Insectes.

Je remercie enfin le Professeur RICHARD, le Docteur ECHALIER, Mademoiselle CARASSO, des précieux renseignements anatomiques qu'ils m'ont communiqués, ainsi que mes collègues du Laboratoire, pour leur aide efficace et leurs nombreux témoignages de sympathie.

imn nom d zio

He

INTRODUCTION

Certains aspects de la physiologie des Insectes ont été étudiés de manière indirecte, notamment par la méthode des réflexes conditionnés ou par celle du comportement. C'est ainsi que des résultats surprenants par leur finesse et leur précision ont été obtenus dans le domaine sensoriel. Citons, parmi les plus remarquables, ceux de VON FRISCH sur l'olfaction, le langage et la vision des Abeilles. Ces méthodes indirectes peuvent fournir des renseignements sur le fonctionnement du système nerveux dans son ensemble. Elles ne permettent pas l'étude des éléments constitutifs de ce système, à savoir celle des cellules et des fibres.

Les techniques électrophysiologiques, par contre, sont à ce point de vue particulièrement fécondes. Elles ont été surtout appliquées à l'étude du système nerveux et de ses éléments chez quelques Invertébrés, Arthropodes notamment. Des comparaisons ont pu être établies entre l'activité électrique des nerfs de Batraciens ou de Mammifères et celle des nerfs d'Arthropodes, Crustacés en particulier. Les différences constatées s'expliquent dans une certaine mesure par les différences de structure des fibres nerveuses : en effet, les fibres des Vertébrés sont, à quelques exceptions près, entourées de cellules allongées contribuant à former une gaine discontinue, la gaine myélinique. Les fibres d'Invertébrés, au contraire, sont dépourvues d'une telle gaine.

Les auteurs qui ont appliqué les techniques électrophysiologiques au système nerveux des Insectes sont peu nombreux. En conséquence, on a peu de renseignements sur les processus d'excitation et sur la conduction des influx chez ces Arthropodes. D'une manière générale, le fonctionnement de la fibre nerveuse d'Insecte a été peu étudié. Les techniques microélectrophysiologiques modernes ont permis d'aborder récemment l'étude de la fibre nerveuse, grâce à l'emploi de microélectrodes intracellulaires. L'activité électrique élémentaire du tissu nerveux a pu être mise en évidence dans le cas des Vertébrés et des Céphala-

lopodes. Nous nous sommes proposé d'appliquer cette technique récente à la fibre nerveuse d'Insectes. Cette étude n'avait point été entreprise jusqu'ici. Elle présente pourtant un intérêt considérable, car elle permet d'établir un rapport entre l'activité électrique de la fibre et les propriétés de la membrane plasmique de celle-ci.

D'autre part, on possédait peu de données précises sur les caractéristiques des réponses électriques des organes sensoriels des Insectes. Or, les perceptions tactiles et olfactives, notamment, jouent un rôle capital dans le comportement des Insectes sociaux. C'est pourquoi nous avons entrepris d'étudier les réponses électriques des récepteurs du tact et de l'odorat, chez divers Insectes.

DONNEES ELECTROPHYSIOLOGIQUES ACTUELLES
SUR LE SYSTEME NERVEUX ET LES ORGANES SENSORIELS
DES INSECTES

Les renseignements assez peu nombreux que l'on possède dans ce domaine montrent que les caractéristiques fonctionnelles des nerfs des Insectes s'apparentent beaucoup à celles des nerfs des Crustacés.

I. — Electrophysiologie nerveuse.

1° Activité électrique proprement dite.

a) Conduction des influx.

Dans le cas des Insectes, les caractéristiques de conduction ont été étudiées presque exclusivement sur les fibres géantes de la Blatte (*Periplaneta americana*). Ces fibres, dont la disposition anatomique sera décrite ultérieurement, parcourent la chaîne ganglionnaire abdominale. Elle forment un groupe de 6 à 8 grands axones d'un diamètre compris entre 20 et 50 μ ; ceux-ci reçoivent les influx provenant des nerfs cercaux par l'intermédiaire des synapses qui se trouvent au niveau du 6^e ganglion abdominal. Ces fibres sont parcourues par des influx lorsque les poils sensibles des cerques sont stimulés par des mouvements d'air et des vibrations (PUMPHREY et RAWDON-SMITH, 1937 - ROEDER, 1948 a).

Les réponses électriques, c'est-à-dire les « potentiels d'action », des fibres géantes ont été enregistrées par ROEDER (1953), à l'aide d'électrodes externes. La vitesse de conduction est de 6 à 7 m./sec., la durée du potentiel d'action est comprise entre 0,6 et 0,8 msec. (1). La vitesse de conduction du nerf cercal

(1) msec. : milliseconde.

est comprise entre 2 et 3 m./sec. ; les diamètres des fibres s'échelonnent entre 5 et 10 μ (PUMPHREY et RAWDON-SMITH, 1937 - ROEDER, 1948 a).

Des fibres géantes ont été également décrites dans le cas des Crustacés et notamment chez l'Ecrevisse (*Cambarus Clarkii*) par JOHNSON (1924, 1926). Leur étude électrophysiologique a été entreprise par WIERSMA (1947). La chaîne ganglionnaire d'Ecrevisse contient deux fibres médianes situées du côté dorsal, d'un diamètre compris entre 200 et 250 μ , deux fibres latérales de 60 à 90 μ de diamètre. La vitesse de conduction des influx dans les fibres médianes est de 15 à 20 m./sec. ; elle est de 10 à 15 m./sec. dans les fibres latérales. MONNIER et DUBUISSON (1931 b) ont montré que le potentiel d'action des nerfs pédieux des Crustacés est composé de deux ondes, une onde rapide et une onde lente ; ces ondes se propagent en moyenne respectivement à raison de 5 et 1,5 m./sec. dans le cas du Crabe notamment ; la durée de l'onde rapide est 3,6 msec., celle de l'onde lente de 9 msec. Il existe un rapport entre la vitesse de conduction et le diamètre des fibres. Ce phénomène est très général. Dès 1913, LAPICQUE et LEGENDRE l'avaient prévu par des mesures de chronaxie. PUMPHREY et YOUNG (1938) l'ont observé dans le cas des fibres géantes de Seiche ; ERLANGER et GASSER (1937) l'ont mis en évidence sur les nerfs des Vertébrés.

Les potentiels d'action obtenus chez les Crustacés sont suivis d'un potentiel consécutif négatif marqué qui peut durer plus de quinze minutes dans le cas du Crabe (FURUSUWA, 1929 ; LEVIN, 1927). La durée est accrue notamment par la vératrine. Un potentiel consécutif positif lui succède ; il peut durer également plusieurs minutes (ZHUKOV, 1937).

HODGKIN (1938) a mis en évidence, dans le cas de la fibre isolée de Crustacé, des potentiels sous-limaires.

D'après HODGKIN (1939, 1947), la vitesse de conduction le long d'une fibre nerveuse isolée de Crabe est en rapport avec la résistance électrique à l'extérieur de la fibre ; elle est notamment de 14 % plus rapide dans l'eau de mer que dans l'huile. En effet, la résistance extérieure est augmentée par l'huile, car la fibre n'est plus alors entourée que par une très mince couche de solution saline. D'autre part, la vitesse de conduction diminue lorsque l'axone est transféré de l'eau de mer dans un mélange saccharose-eau de mer. Dans les deux cas, la résis-

tance du circuit local offert au potentiel d'action est accrue de façon importante, ce qui explique la réduction de la vitesse de conduction.

De plus, MONNIER et DUBUISSON (1931 a) ont déterminé la distance franchie par le potentiel d'action pendant sa durée, c'est-à-dire sa longueur d'onde ; elle est de 15 à 21 mm. dans le cas des nerfs pédieux du Homard, du Crabe et de la Limule. D'autre part, la longueur d'onde correspondant à l'onde la plus rapide d'un nerf augmente régulièrement à mesure que l'on s'élève dans la série animale. Cette distance est de 21 mm. environ chez le Homard et le Crabe ; elle dépasse 30 mm. dans le cas de la Limule. A titre de comparaison, elle atteint 64 mm. sur le sciatique du Chien. D'après ROEDER (1953), elle est de 3,4 mm. dans le cas de la fibre géante de Blatte.

L'étude des concentrations ioniques à l'intérieur des fibres de Crustacés est à l'origine de la théorie ionique formulée par HODGKIN et KATZ (1949). Pour ces auteurs, la fibre nerveuse au repos manifeste une perméabilité faible vis-à-vis des ions potassium et, par contre, une perméabilité très réduite vis-à-vis des ions sodium. Le potentiel de repos de la fibre est déterminé par les rapports des concentrations en potassium de part et d'autre de la membrane. La répartition irrégulière de ces ions résulte de mécanismes biochimiques complexes fondés sur le métabolisme général de la fibre. L'influx s'accompagne d'une augmentation considérable de la perméabilité au sodium pendant la phase ascendante du potentiel d'action et d'une nette augmentation de la perméabilité au potassium durant sa phase descendante. Le bilan global consiste en une sortie et une entrée approximativement égale d'ions potassium et d'ions sodium, environ $4 \cdot 10^{-12}$ ions gramme par centimètre carré de membrane.

b) *Excitabilité.*

Les nerfs de Blatte, de Criquet peuvent répondre de façon synchrone à des fréquences de stimulation atteignant 800/sec. Cependant, les synapses du 6^e ganglion abdominal cessent rapidement de transmettre des influx à des fréquences aussi élevées. La transmission s'arrête après quelques stimulus (PUMPHREY et RAWDON-SMITH, 1937). Les fibres géantes sont pratiquement infatigables par stimulation directe à 100/sec. ; mais à 600/sec., leur

réponse devient brève et ne survient que tous les 2 ou 3 stimulus. Ces fibres peuvent répondre à des stimulus électriques très brefs, comme l'indique la petitesse de leur chronaxie : 0,1 msec. A titre de comparaison, dans le cas du nerf pédieux de Crabe, la chronaxie est de 0,7 msec. pour l'onde rapide, de 2.15 msec. pour l'onde lente (MONNIER et DUBUISSON, 1931 b).

HUGHES (1952) a étudié les effets d'un courant faible sur le ganglion thoracique de la Blatte :

— une stimulation transversale provoque un fléchissement de la patte située du côté de la cathode, une extension de celle située du côté de l'anode.

— dans le cas d'une stimulation longitudinale, un courant ascendant (c'est-à-dire avec la cathode située vers la tête), provoque la flexion des deux pattes, tandis qu'un courant descendant favorise leur extension.

2° Activité spontanée.

Des trains d'influx, ou potentiels d'action, peuvent survenir spontanément au sein de la chaîne ganglionnaire isolée du Dytique (ADRIAN, 1931), de la Blatte (ROEDER et ROEDER, 1939), d'une Chenille (ADRIAN, 1930 a). ADRIAN observait, une heure après dissection, des influx ayant une fréquence de 5 à 15/min., correspondant vraisemblablement au rythme respiratoire de l'animal intact. Ces influx rythmés peuvent même être déclenchés si la chaîne est placée en atmosphère contenant 5 % d'anhydride carbonique, observation dont nous verrons toute l'importance. Une telle activité rythmique peut durer 40 à 50 heures en solution saline contenant du glucose, bien qu'il y ait un net déclin jusqu'à ce que une ou deux fibres restent actives (ROEDER, 1948 b).

L'activité spontanée a son origine dans les corps cellulaires ou les régions synaptiques. Elle signifie que l'excitabilité des neurones de ces régions tend périodiquement vers une valeur critique, ce qui chaque fois entraîne l'amorçage d'un potentiel d'action qui se propage le long de l'axone correspondant. Il semble que les influx sensitifs qui parviennent aux ganglions y

développent un état d'inhibition, car l'absence d'influx sensitifs entraîne une hyperexcitabilité ganglionnaire (ROEDER, 1953).

On peut supposer, d'autre part, que l'activité spontanée est à l'origine d'un certain tonus musculaire, alors que les influx sensoriels afférents sont presque nuls : des électrodes, placées sous le nerf 3b du ganglion métathoracique de la Blatte, recueillent un train permanent d'influx afférents vers différents muscles de la patte. Si les nerfs efférents au ganglion sont sectionnés, le rythme des influx diminue peu à peu pour atteindre une valeur plus faible. Par conséquent, la source de l'émission efférente résulte de l'activité spontanée du ganglion (PRINGLE, 1939, 1940).

Une activité spontanée tout à fait comparable à celle qui vient d'être décrite dans le cas des Insectes a été également observée chez les Crustacés, et en particulier sur la chaîne ganglionnaire de l'Ecrevisse. Cette activité spontanée est étroitement liée aux changements dans le milieu chimique environnant (PROSSER, 1934, 1940, 1943). D'autre part, des potentiels d'action rythmés déclenchés par le passage d'un courant constant à travers un nerf de Crabe, ont été enregistrés à l'oscillographe par JASPER et MONNIER (1933). Ces auteurs ont déterminé la loi de la fréquence des influx en fonction de l'intensité du stimulus. La fréquence croît d'abord rapidement avec l'intensité, puis semble tendre vers une limite imposée par la période réfractaire absolue du nerf. Cette constatation est identique à celles qui ont été faites sur tous les récepteurs spécialisés. FESSARD (1936) a mis en évidence, dans le cas du nerf de Crabe, des influx spontanés. Il a montré que la stimulation du nerf par un courant constant assez intense fait apparaître des réponses pulsantes qui, dans certains cas, durent encore après l'arrêt de la stimulation. Cette hypersensibilité apparaît à coup sûr si le nerf a été traité par le sulfocyanate de sodium.

Il semble, d'après AUGER et FESSARD (1933), ARVANITAKI et FESSARD (1934) que le départ des influx spontanés est provoqué par une dépolarisation et que les potentiels retardés positifs, en s'additionnant, repolarisent peu à peu le nerf ; ils créent ainsi un état d'inhibition ralentissant le rythme et mettant fin à la décharge ; la polarisation positive peut alors se dissiper ; puis les mêmes événements se répètent.

3° Conduction synaptique.

Cette étude présente un grand intérêt ; néanmoins, elle dépasse les limites de notre exposé consacré à la physiologie du tissu nerveux proprement dit. Aussi, n'en donnerons-nous qu'un aperçu très succinct : celui-ci nous permettra de comprendre l'action de certaines substances chimiques très importantes sur la transmission des influx au niveau des synapses, qui sera exposée au cours du paragraphe suivant. Une synapse peut être définie comme étant le point où un neurone est suffisamment proche d'un autre neurone pour qu'il puisse faire apparaître sur ce dernier, soit une excitabilité accrue, soit une réponse propagée. L'absence de gaine myélinique permet de réaliser par le simple contact de deux fibres nerveuses de Crustacés une véritable synapse artificielle (JASPER et MONNIER, 1938). Cette synapse artificielle a été réalisée ensuite par ARVANITAKI (1940), à l'aide des fibres géantes des Céphalopodes. Elle en fit sous le nom d'« éphapse » une étude complète. L'ensemble de tous ces résultats montre que la transmission synaptique par autoexcitation électrique est parfaitement possible chez les Invertébrés, alors qu'elle est discutée en ce qui concerne les Vertébrés.

a) *Sommation spatiale.*

Un seul stimulus se propageant le long d'une fibre présynaptique peut être insuffisant pour produire une réponse propagée dans la fibre postsynaptique correspondante. Si des stimuli analogues parviennent simultanément par plusieurs fibres présynaptiques à cette même fibre postsynaptique, l'excitation peut alors être suffisante pour y faire apparaître un potentiel d'action. Cet effet additif est appelé « sommation spatiale ». Des effets de sommation spatiale ont été observés par ROEDER (1948 a, 1953) dans le cas du système nerveux central de la Blatte : les fibres cercales (présynaptiques) partent des cerques et font synapse au niveau du 6^e ganglion abdominal avec les fibres géantes qui remontent la chaîne ganglionnaire abdominale ; un stimulus d'intensité croissante est appliqué au nerf cercal ; on constate une augmentation progressive du nombre des potentiels d'action, par suite de la mise en jeu d'un nombre de plus en plus grand de fibres. A partir d'un certain moment, les volées

d'influx présynaptiques sont suffisamment nombreuses pour faire naître un influx dans une fibre géante. Des phénomènes analogues ont été décrits par WIERMA (1949) dans le cas de la chaîne ganglionnaire d'Ecrevisse ; la sommation n'apparaît que lorsque l'intervalle entre les chocs appliqués est suffisamment grand. Cet intervalle est d'autant plus grand que les synapses sont plus espacées.

b) *Post-décharge.*

Fréquemment, au niveau d'une synapse, une seule volée d'influx afférents provoque le long des fibres postsynaptiques une décharge répétitive d'influx qui dure plus longtemps que le stimulus. Des cas de post-décharge ont été observés par PUMPHREY et RAWDON-SMITH (1937).

c) *Le délai synaptique.*

Entre le nerf cercal et les fibres ascendantes de la Blatte, ce délai, mesuré entre le début du potentiel d'action présynaptique et le début du potentiel d'action postsynaptique, varie entre 1,4 et 1,9 msec. (ROEDER, 1953). Pour l'Ecrevisse, ce délai, mesuré au niveau du 6^e ganglion abdominal, est de 2,5 msec. Des interneurons peuvent entrer en jeu dans ce cas (PROSSER, 1939).

4° Les modifications chimiques de l'activité nerveuse.

a) *Effets du potassium.*

Par rapport au sang des Vertébrés et des Crustacés, l'hémolymphe des Insectes contient fréquemment des concentrations élevées en potassium. En effet, la concentration en potassium du sang de Homard est de 9 mMol./litre (COLE, 1940) ; elle est de 2,5 dans le cas de la Grenouille (CONWAY, 1945), de 4,6 dans le cas du Chien (EICHELBERGER et RICHTER, 1944). Par contre, l'hémolymphe de *Locusta* contient 51 mMol. de K⁺ par litre (BONE, 1945), celle de *Periplaneta*, 27 mMol./litre (TOBIAS, 1948 a), celle de *Bombyx Mori*, 40 mMol./litre (TOBIAS, 1948 b). D'après ROEDER (1948 b), l'activité spontanée, la conduction anoxique et synaptique, dans le cas de la chaîne ganglionnaire de Blatte, ne sont pas immédiatement affectées lorsque la concentration en po-

tassium du milieu extérieur varie de 0 à 50 mMol./litre. Ceci a été confirmé par HOYLE (1952) ; cet auteur a montré que les nerfs de *Locusta* tolèrent 140 mMol./litre de K^+ , soit 3 à 4 fois le taux normal, pendant 2 ou 3 heures, avant que la conduction ne se trouve arrêtée. Cependant, l'injection d'une solution contenant seulement 40 mMol./litre de potassium sous l'enveloppe névrilemmatique, à l'aide d'une micropipette, conduit promptement à l'arrêt de la conduction dans le nerf de *Locusta*. Il paraît vraisemblable que l'enveloppe névrilemmatique, qui forme une gaine continue autour des fibres nerveuses et des ganglions, joue un rôle régulateur important et se comporte comme une barrière vis-à-vis du potassium, insérée entre les neurones et l'hémolymphe (HOYLE, 1952). Dans le cas de la chaîne ganglionnaire d'Ecrevisse, une augmentation de la concentration extérieure en K^+ provoque une augmentation de l'activité spontanée qui décroît ou cesse lorsque la concentration en K^+ atteint une certaine valeur (PROSSER, 1940, 1943 ; ROEDER, 1941).

b) *Effets du calcium.*

Les axones et les synapses de Blatte paraissent peu sensibles aux changements de concentration du milieu extérieur en calcium (ROEDER, 1948 b). Cependant, des trains d'influx répétés apparaissent spontanément dans une chaîne ganglionnaire soumise pendant 2 ou 3 heures à l'action d'un liquide physiologique dépourvu de calcium. Il s'agit là d'un phénomène général. En effet, MONNIER et COPPÉE (1938, 1939), MONNIER et BONNET (1947), MONNIER et CORABŒUF (1948) ont montré qu'un nerf de Grenouille, soumis à l'action de sels décalcifiants tels que les anions oxalates, citrates, phosphates, c'est-à-dire formant des complexes calciques, présente une activité spontanée ; de plus, les processus d'excitation déclenchés par un stimulus sous-liminaire présentent un caractère périodique de plus en plus accusé. Le nerf décalcifié se comporte comme un système périodique faiblement amorti. L'apparition de l'autorythmicité sous l'effet des sels décalcifiants est liée à une réduction de l'amortissement et à une diminution du seuil d'excitation.

c) *Effets de l'acétylcholine.*

MIKALONIS et BROWN (1941) ont montré qu'il existe 70 γ d'acétylcholine/g. dans le cas de la chaîne ganglionnaire entière de

Blatte ; TOBIAS, KOLLROS et SAVIT (1946) en ont trouvé 58 γ /g. de ganglion, 34 γ /g. de tissu conjonctif de Blatte. Ces valeurs sont de 5 à 50 fois supérieures à celles obtenues dans le cas du tissu nerveux de Vertébrés. Cependant, l'activité spontanée de la chaîne ganglionnaire isolée de Blatte est accrue par une augmentation de la concentration du milieu extérieur en acétylcholine. Par contre, un traitement préliminaire par des anticholinestérases n'accroît pas l'effet produit par l'acétylcholine (ROEDER et ROEDER, 1939).

d) *Effets des anticholinestérases.*

On désigne ainsi les substances qui ont le pouvoir d'inactiver la cholinestérase, de sorte que celle-ci devient incapable d'hydrolyser l'acétylcholine. Les anticholinestérases les plus puissantes sont l'ésérine, la prostigmine, le di-isopropyl-fluorophosphate (D.F.P.). Ces substances ont des effets marqués sur la transmission synaptique au niveau du 6^e ganglion abdominal de la Blatte (ROEDER, KENNEDY et SAMSON, 1947). Elles rendent instable l'excitabilité au niveau de celui-ci : la stimulation des cerques provoque alors une post-décharge prolongée le long des fibres géantes (PUMPHREY et RAWDON-SMITH, 1937).

Le D.F.P., notamment, augmente l'excitabilité des fibres géantes postsynaptiques, à tel point qu'un bref train d'influx présynaptique provoque une émission postsynaptique prolongée suivie d'un arrêt temporaire de la transmission synaptique (ROEDER, KENNEDY et SAMSON, 1947).

e) *Effets de la nicotine.*

Cet alcaloïde provoque chez la Blatte, au début de son action, une stimulation, puis un arrêt de l'activité spontanée (ROEDER, 1948 c). La nicotine a un effet analogue dans le cas de l'Ecrevisse. Elle provoque une facilitation transitoire, puis un arrêt de la transmission synaptique (SCHALLEK et WIERSMA, 1948). De plus, des doses sous-limaires d'amines et d'ions ammonium protègent la préparation contre l'action de blocage provoquée par la nicotine (SCHALLEK, WIERSMA et ALLES GORDON, 1948). L'anabasine et la nornicotine ont un effet analogue (WIERSMA et SCHALLEK, 1947).

f) *Le dichloro-diphényl-trichloroéthane (D.D.T.).*

Cet insecticide doit une partie de son intérêt au fait qu'il présente une toxicité beaucoup plus grande vis-à-vis des Arthropodes que vis-à-vis des Vertébrés. Les tremblements initiaux et l'hyperactivité, caractéristiques de l'empoisonnement provoqué par le D.D.T., ont pour point de départ, dans le cas de la Blatte, une action réflexe mise en jeu par des trains d'influx afférents provenant des organes campaniformes (ROEDER et WEIANT, 1946). Des trains d'influx peuvent prendre naissance dans les nerfs sensitifs de la Blatte lorsque ceux-ci sont stimulés en exposant directement les cellules sensibles à des concentrations très faibles en D.D.T. (ROEDER et WEIANT, 1946, 1948). Pour DRESDEN (1949), l'action toxique du D.D.T. serait due à une facilitation, puis à un arrêt de la transmission synaptique. D'après TOBIAS, KOLLROS et SAVIT (1946), l'empoisonnement par le D.D.T. ferait doubler la concentration en acétylcholine du système nerveux de la Blatte et de la Mouche domestique. Ce fait n'est pas expliqué.

Les Crustacés, à l'opposé des Vertébrés, manifestent vis-à-vis du D.D.T. une sensibilité plus grande que les Insectes (WELSH et GORDON, 1947). Les trains d'influx qui apparaissent lors de la stimulation d'un axone de Crustacé traité par le D.D.T. sont semblables à ceux produits par un liquide physiologique appauvri en calcium. D'après GORDON et WELSH (1948), le D.D.T. serait, à la surface de l'axone, un antagoniste de l'action stabilisante ou amortissante du calcium.

5° Etudes de microphysiologie nerveuse et musculaire.

Aucun travail n'a été entrepris jusqu'à présent sur la fibre nerveuse d'Insecte, aussi bien par la technique des microélectrodes, que par celle de la fibre isolée. Par contre, sur la fibre musculaire d'Insecte, des résultats ont été obtenus. HOYLE (1953) a déterminé la valeur du potentiel de membrane des fibres musculaires de la patte sauteuse de Criquet : elle est de 60 mV. environ. Sur ce même matériel, DEL CASTILLO, HOYLE et MACHNE (1953) ont enregistré des potentiels d'action : une inversion du potentiel de membrane pendant le potentiel d'action a été constatée dans plusieurs cas ; la valeur de cette inversion n'excède

jamais 20 mV. ; elle est plus faible que dans le cas du muscle de Grenouille (NASTUK et HODGKIN, 1950) ; elle semble liée au bon état physiologique de la préparation.

D'autre part, HAGIWARA (1953), HAGIWARA et WATANABE (1954) ont donné les valeurs du potentiel de membrane (50 à 70 mV.) et du potentiel d'action (50 à 70 mV.) dans le cas des fibres des muscles alaires du Criquet. Sur ce matériel, la valeur du potentiel d'action est approximativement égale ou inférieure à celle du potentiel de membrane.

II. — Recherches d'électrophysiologie sensorielle.

Les techniques électrophysiologiques ont surtout été appliquées chez les Insectes à l'étude de la vision et de l'audition. Les résultats auxquels elles ont conduit ne peuvent être passés sous silence, bien qu'ils soient en dehors des limites de notre étude consacrée aux organes tactiles et olfactifs.

Dans le domaine de la vision, les travaux d'AUTRUM sont les plus intéressants : cet auteur a obtenu l'électrorétinogramme des yeux de la Sauterelle et de la Mouche à viande. Il consiste en un effet « on » positif et un effet « off » négatif qui présentent l'un et l'autre une pointe (AUTRUM, 1948 a, 1948 b, 1950). Une théorie du pouvoir de résolution dans le temps a été proposée ; elle permet d'établir une distinction entre les mécanismes qui conditionnent l'acuité visuelle des espèces qui ne volent pas et ceux qui conditionnent l'acuité des espèces à vol rapide (AUTRUM 1948 a, 1948 b, 1949). De plus, AUTRUM et STUMPF (1950) ont montré l'existence d'analyseurs de lumière polarisée dans l'œil composé des Insectes.

Les résultats précédents sont à rapprocher de ceux qui ont été obtenus dans le cas de l'œil des Crustacés. HARTLINE (1930, 1934), notamment, a déterminé l'électrorétinogramme de l'œil de la Limule : après un temps de latence de 0,02 sec. environ, l'illumination provoque une augmentation de la négativité au niveau de la cornée par rapport au fond de l'œil. Ce même auteur a étudié l'activité électrique d'une seule fibre en rapport avec une cellule visuelle ; la fréquence des influx est déterminée par l'intensité de la stimulation (1935).

Les recherches sur l'audition des Insectes ont permis de

mettre en évidence plusieurs types de mécanorécepteurs sensibles aux vibrations sonores : WEVER et BRAY (1933), PUMPHREY et RAWDON-SMITH (1936 b) ont montré que les organes tympaniques des Sauterelles sont sensibles à des vibrations de fréquences comprises entre 250 et 45.000/sec. Certains poils cerceaux du Criquet possèdent une fonction acoustique ; ils entrent en vibration pour des fréquences inférieures à 50/sec. (PUMPHREY et RAWDON-SMITH, 1936 a).

ROTH (1948) a établi que les récepteurs auditifs des mâles de certains moustiques (*Aedes aegypti*, notamment), sensibles aux sons produits par le vol des femelles, sont localisés au niveau d'organes chordotonaux situés sur une partie élargie du pédicelle ou du 2^e segment de l'antenne.

Dans le domaine du comportement, une étude approfondie des sons émis par les Orthoptères a été effectuée par BUSNEL (1954). Cet auteur a observé en outre les réactions de ces Insectes à différents signaux acoustiques. Les caractères physiques de ceux-ci ont été déterminés.

L'étude électrophysiologique des organes tactiles et plus particulièrement des récepteurs proprioceptifs a été abordée par PRINGLE (1938 a et b) dans le cas de la Blatte. Cet auteur a montré qu'il existe, au niveau des palpes et des pattes, des organes campaniformes qui sont stimulés par des déformations mécaniques de la cuticule. Ils peuvent être excités par des mouvements passifs des articulations, par une contraction active des muscles des appendices et par pression sur la cuticule. La sensibilité à la pression est spécialement élevée dans le voisinage immédiat de la jointure et une excitation quasi-maximale succède à ce type de stimulation.

Les poils tactiles de la Blatte, courbés fortement et maintenus dans cette position, font apparaître une réponse électrique caractérisée par une brève volée d'influx dont la fréquence diminue rapidement et cesse en moins d'une seconde. Par contre, certains poils plus longs et épineux de la patte de Blatte, auxquels on imprime une déformation permanente, s'adaptent beaucoup plus lentement (PUMPHREY, 1936). Dans le cas de l'antenne de *Locusta*, l'activité électrique des fibres nerveuses a été enregistrée à l'aide de microélectrodes de 2 à 10 μ de diamètre. Des réponses à des stimuli tactiles et à un courant d'air ont été obtenues. Des déplacements imprimés au flagelle d'une antenne

dont les deux articles proximaux étaient immobilisés ont fait apparaître des potentiels d'action. Les récepteurs mis en jeu ont été identifiés avec l'organe de Johnston (UCHIYAMA et KATSUKI, 1956).

Dans le domaine de l'olfaction, le premier travail électrophysiologique date de 1953 : CHAPMAN et CRAIG ont introduit de fines électrodes en fil d'argent ou des électrodes de verre, d'un diamètre à la pointe d'environ $100\ \mu$, dans la base des antennes de plusieurs espèces d'Insectes. Ces auteurs ont pu enregistrer, dans le cas de la Blatte, une réponse électrique nette à une stimulation chimique, mécanique, thermique ou électrique des régions périphériques des antennes. Dans le cas des Abeilles, cependant, ces auteurs n'ont pu enregistrer aucune activité décelable (CHAPMAN et CRAIG, 1953).

SCHNEIDER et HECKER (1956) ont employé des microélectrodes capillaires de $5\ \mu$ de diamètre à la pointe, et les ont introduites dans une fine ramification de l'antenne isolée de Bombyx Mori. Ils ont enregistré l'activité électrique spontanée de quelques récepteurs olfactifs ; des modifications de cette activité ont été obtenues sous l'effet du cycloheptane et d'extraits d'exsudats de glandes à parfums attractifs pour les mâles ; ces glandes sont situées à l'extrémité des abdomens des femelles. Enfin, ROYS (1954) a enregistré les réponses électriques de l'antenne isolée de Blatte. Une électrode est en relation avec la section de l'antenne, l'autre est introduite entre deux articles. Différents stimuli olfactifs ont été essayés, parmi lesquels l'huile de girofle, le benzène, le xylène, le toluène. Les potentiels d'action recueillis avaient une amplitude de 70 microvolts au maximum. Dans le cas du benzène, du toluène, tandis que la stimulation est accrue, l'activité électrique augmente ; puis, pour une certaine concentration, apparaissent des trains d'influx à fréquence rapide, séparés par des périodes d'activité faible ou nulle. Ces trains se produisent à une concentration pour laquelle la Blatte entière manifeste une réaction de répulsion intense.

En conclusion, il semble que les nerfs et les ganglions d'Insectes ont des propriétés voisines de ceux des Crustacés. Il en est ainsi notamment pour l'excitabilité et les réactions à divers agents chimiques. Cependant, il faut retenir, dans le cas des nerfs d'Insectes, la faible valeur de leurs chronaxies, l'absence de potentiels consécutifs prolongés et, semble-t-il, de potentiels locaux.

D'autre part, l'existence d'une forte concentration en potassium dans l'hémolymph de Criquet, notamment, semblerait aller à l'encontre de la théorie ionique de HODGKIN. Un nouveau mode de fonctionnement de la fibre nerveuse aurait dû être cherché, si l'on n'avait constaté l'existence d'une membrane supplémentaire mettant la fibre à l'abri des concentrations élevées en potassium du milieu environnant.

L'examen des travaux antérieurs montre que l'on a peu d'informations sur les caractéristiques électriques de la fibre nerveuse d'Insecte et les modifications que peut subir son activité sous l'effet de divers agents. D'autre part, l'électrophysiologie sensorielle a été peu approfondie. Ces constatations justifient l'objet de notre étude qui se subdivisera de la manière suivante.

Dans une première partie, seront décrits les tissus étudiés, ainsi que les techniques de dissection et de conservation utilisées, notamment les cuves spécialement adaptées aux faibles dimensions de tissus très fragiles. L'appareillage électrique employé y sera également décrit.

Une deuxième partie sera consacrée à la mise en évidence des caractéristiques fonctionnelles du nerf et de la fibre nerveuse. Cette étude sera effectuée, d'une part dans des conditions aussi physiologiques que possible, d'autre part en faisant agir divers facteurs susceptibles de perturber le fonctionnement normal :

Les effets tout à fait particuliers de l'anhydride carbonique, ainsi que les modalités de son action, seront notamment examinés dans le cas de tissus nerveux à fonctions différentes.

L'action de la température sera également étudiée et comparée à celle obtenue sur l'Insecte entier.

Au cours de la troisième partie, seront abordés quelques problèmes relatifs à l'électrophysiologie des récepteurs tactiles et olfactifs des antennes d'Insectes. Une action facilitatrice de l'anhydride carbonique sur la perception des odeurs sera mise en évidence ; elle sera interprétée à la lumière des effets exercés par le CO_2 sur les éléments nerveux isolés. Ces résultats seront rapprochés de ceux qu'ont apporté dans ce domaine les méthodes de comportement.

PREMIERE PARTIE

TISSUS NERVEUX ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES

CHAPITRE I

MATERIEL EXPERIMENTAL

Les divers tissus nerveux d'Insectes seront décrits, ainsi que les particularités de leur dissection et de leur conservation.

I. — La chaîne ganglionnaire de Blatte (*Periplaneta americana*).

Cet Orthoptère Dictyoptère est à peu près le seul Insecte qui ait été utilisé pour des recherches électrophysiologiques ; il présente des avantages considérables : robuste, il s'élève facilement au laboratoire ; il montre peu d'exigences pour la nourriture et les conditions de température et d'humidité. Il peut être élevé en toute saison.

De plus, la dissection de la chaîne ganglionnaire ne présente pas de difficultés. Nous la prélevons habituellement entre le 2^e et le 3^e ganglion thoracique, d'une part, au-delà du 6^e ganglion abdominal, d'autre part. Les deux extrémités sont liées. On évite ainsi une perte des protéines cellulaires et des ions par la section, ce qui entraînerait une altération des fibres sur une longueur importante.

Le liquide physiologique utilisé est celui préconisé par ROEDER (1948 b), légèrement modifié :

NaCl	154	mMol.g./litre
KCl	2,6	—
CaCl ₂	1,9	—
bicarbonate	1,2	—
glucose	22	—

Avant d'être placée sur les électrodes, la préparation est trempée dans une coupelle contenant de l'huile de paraffine spécialement purifiée, qui nous a été obligeamment fournie par le Laboratoire de Physiologie de Cambridge. Son emploi évite la dessiccation du tissu.

Technique spéciale de dissection fine utilisée pour les recherches micro-physiologiques.

Des fibres géantes ont été décrites chez plusieurs espèces d'Insectes.

1° *La chaîne ganglionnaire ventrale d'une nymphe de Libellule* (*Anax imperator*) contient, d'après HUGHES (1953), dans chaque connectif, environ six fibres dont le diamètre est compris entre 12 et 16 μ . Elles traversent tous les ganglions abdominaux et envoient des collatérales dans les neuropiles de chacun d'eux.

2° COOK (1951) a mis en évidence dans le cas du *Criquet* (*Locusta migratoria*) quatre fibres de 12 à 16 μ de diamètre dans chaque connectif de la chaîne ganglionnaire abdominale. Ces fibres peuvent être suivies depuis la région antérieure du 5^e ganglion abdominal jusqu'à la région postérieure du ganglion métathoracique. Elles traversent les ganglions sans discontinuité et sont disposées en deux groupes.

3° Selon ROEDER (1948 a), chaque connectif de *la chaîne ganglionnaire abdominale de Blatte* (*Periplaneta americana*) est parcouru, dans sa région centrale, par des fibres de grand diamètre : sept d'entre elles mesurent de 20 à 45 μ de diamètre. Elles sont disposées en deux groupes : l'un, ventral, est formé par les trois plus grandes fibres ; l'autre, dorsal, est constitué de quatre fibres d'un diamètre inférieur (Fig. 1).

Leurs corps cellulaires se trouvent au niveau du 6^e ganglion abdominal. C'est à ce niveau qu'elles font synapse avec les fibres tactiles provenant des cerques ; elles se terminent au niveau du 3^e ganglion thoracique et parcourent cet espace sans discontinuité.

C'est sur ce dernier matériel que nous avons entrepris nos études de microphysiologie nerveuse, étant donné le diamètre relativement grand des fibres et leur disposition anatomique favorable.

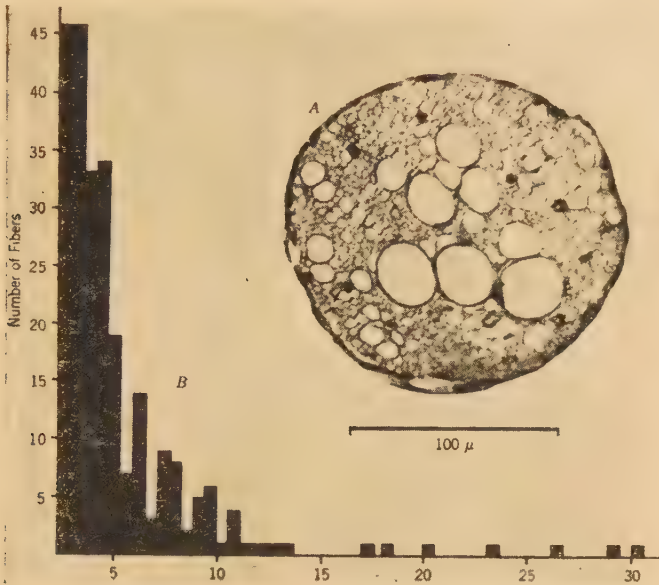


FIG. 1. — Coupe transversale d'un des connectifs de la chaîne ganglionnaire abdominale de Blatte (*Periplaneta americana*), montrant la disposition des fibres géantes, ainsi que leur répartition selon leur diamètre (emprunté à ROEDER).

*

**

Ces fibres peuvent être examinées à l'état vivant sans aucune coloration, dans des conditions identiques à celles où nous nous sommes placé pour les essais électrophysiologiques. Elles sont visibles au microscope, dans l'intervalle, entre deux ganglions.

La chaîne ganglionnaire abdominale est disséquée, puis immergée dans le liquide physiologique préconisé par ROEDER. Elle est ensuite placée, la face ventrale au-dessus, dans une goutte d'huile de paraffine, sur une lame. Recouverte d'une lamelle, elle est examinée à l'aide d'un objectif à immersion. Il est avantageux d'opérer avec une lumière monochromatique, afin d'avoir une mise au point absolument identique, aussi bien

pour l'observation visuelle que pour la photographie. La source utilisée est une lampe à vapeur de mercure à haute pression. Entre la source et le condensateur, est interposé un filtre interférentiel, laissant passer la radiation verte du mercure. Le contraste de phase est inutilisable à cause de l'épaisseur des fibres et de leur membrane.

La figure 2 représente une microphotographie d'une fibre géante d'un diamètre de $50\ \mu$. Sa membrane, dont l'épaisseur est d'environ $3\ \mu$, est étroitement accolée à celles des fibres voisines.

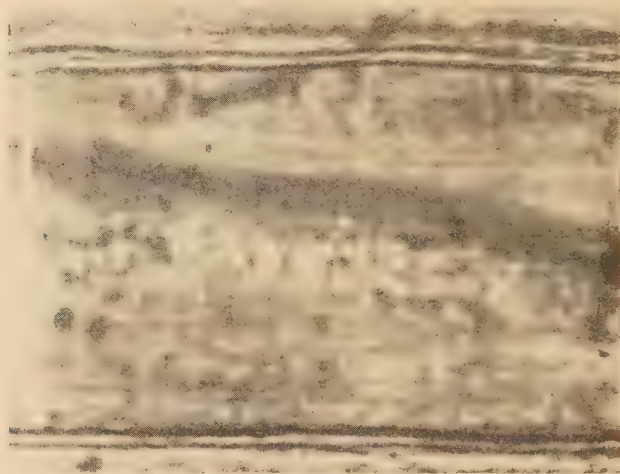


FIG. 2. — Microphotographie d'une fibre géante de la chaîne ganglionnaire de Blatte, d'un diamètre de $50\ \mu$.

L'échelle représente $50\ \mu$.

L'axoplasme des fibres apparaît dépourvu de structure. Ces observations confirment celles de ROEDER (1948 a), effectuées sur ce même matériel préalablement fixé et coloré.

La présence de conjonctif dense autour de chaque connectif de la chaîne rend impossible la pénétration de la microélectrode. Aussi, convient-il de réséquer cette gaine conjonctive sur une certaine longueur. Cette opération délicate s'effectue à l'aide d'aiguilles et de pinces fines. Elle demande une dizaine de minutes environ : une section circulaire est pratiquée dans la gaine, qui est ensuite tirée de part et d'autre de la section.

Cette gaine doit être retirée sur une longueur aussi faible que possible, de façon à éviter toute constriction des fibres ris-

quant d'arrêter la conduction. La figure 3 représente une microphotographie des connectifs de la chaîne après dissection : elle ne laisse apparaître aucune lésion ni constriction des fibres ner-

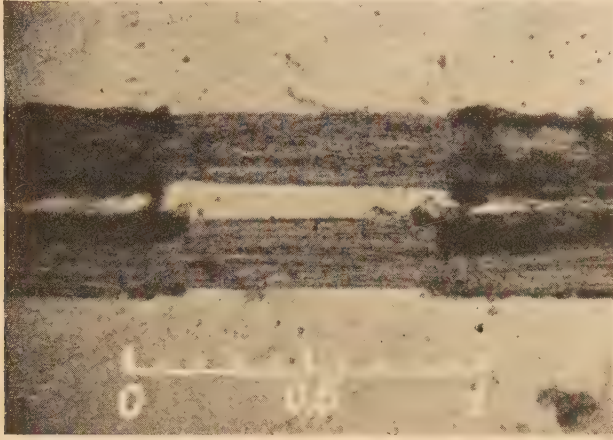


FIG. 3. — Microphotographie des deux connectifs d'une chaîne ganglionnaire abdominale de Blatte dont la gaine conjonctive a été retirée sur une longueur de 700 μ .

L'échelle représente 1 mm.

veuses dans la région où celles-ci ont été mises à nu. Cette dissection est effectuée d'une part entre le 4^e et le 5^e ganglion

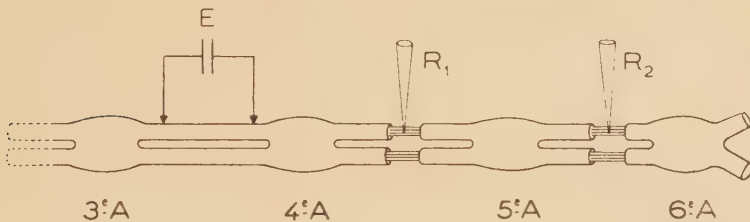


FIG. 4. — Schéma de la chaîne ganglionnaire abdominale après dissection. L'excitation a lieu en E. La microélectrode peut être placée soit en R₁, soit en R₂.

La distance moyenne entre 2 ganglions est de 4 mm.

abdominal, d'autre part entre le 5^e et le 6^e, sur les deux connectifs, de façon à augmenter le nombre des points de pénétration (Fig. 4).

L'introduction d'une microélectrode dans une fibre géante, une fois la gaine conjonctive retirée, présente des difficultés sérieuses. En effet, par observation directe, à la loupe bino-culaire, les fibres géantes sont difficiles à repérer, vu leur faible différence d'indice avec les fibres superficielles. De plus, elles sont en petit nombre (7 à 8). Leur disposition en profondeur, la possibilité qu'elles ont de se dérober sous la microélectrode, compliquent le problème.

Pratiquement, la fibre se déprime sous la pointe de la microélectrode qui, lorsqu'elle pénètre, la traverse souvent de part en part. On peut alors, en déplaçant avec précaution la microélectrode en sens inverse, faire pénétrer à nouveau sa pointe à l'intérieur de la fibre.

II. — Le nerf cercal de *Blabera Fusca*.

Cette espèce, voisine de la précédente, est plus grande de moitié environ. La durée de son cycle de développement est beaucoup plus longue ; aussi, ne l'avons-nous utilisée que dans un cas particulier, pour l'étude du nerf cercal, reliant les cerques, organes tactiles, au 6^e ganglion abdominal. Ce nerf périphérique à prédominance sensitive est exempt de ganglions et, par conséquent, de corps cellulaires. Il peut être disséqué sur une longueur de 13 mm. Ses deux extrémités sont ensuite ligaturées. Une technique particulière est décrite plus loin, permettant d'éviter au maximum la dessiccation du nerf durant l'expérience.

III. — La chaîne ganglionnaire et le nerf de la patte sauteuse de Criquet (*Locusta migratoria*).

1^o Dissection de la chaîne ganglionnaire.

Elle est plus délicate et les conditions d'enregistrement moins bonnes que dans le cas de la Blatte. En effet, d'après Cook (1951), le tissu adipeux forme une gaine complète autour des connectifs, laissant à nu seulement les ganglions. Il est difficile de s'en débarrasser sans léser les connectifs de la chaîne.

De plus, les ganglions étant moins bien individualisés, une incertitude demeure quant à la place des électrodes.

2° Dissection des nerfs de la patte sauteuse de Criquet.

Le fémur d'une des pattes postérieures est séparé du corps de l'Insecte, puis fixé par ses deux extrémités, face externe au-dessus, sur une plaque de liège. Celle-ci est disposée au fond d'une cuve à dissection remplie de Ringer.

A l'aide d'un fragment de lame de rasoir, emmanché sur un porte-aiguille, le fémur est incisé sur tout son pourtour. La face externe est retirée comme un volet après section des fibres musculaires qui s'y insèrent. Un dessin schématique du fémur ouvert, inspiré de celui publié par ALBRECHT (1953), est représenté sur la figure 5.

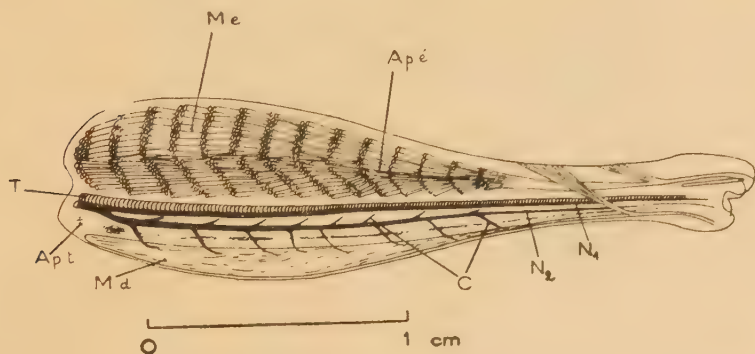


FIG. 5. — Dessin schématique de la patte postérieure gauche de *Locusta* (emprunté à ALBRECHT et complété).

La face chitineuse externe a été retirée.

Les trajets des nerfs N_1 et N_2 sont figurés en noir.

Ap. é. : apodème du muscle élévateur.

Ap. t. : apodème tarsotibiale.

C. : collatérales.

M. d. : muscle déprimeur.

M. é. : muscle élévateur.

T. : trachée.

Dès qu'il a pénétré dans le fémur, le nerf, représenté en trait noir, se divise en deux branches : l'une d'elles (N_1), suit le trajet de la trachée T, sur toute la longueur du fémur. Elle ne paraît donner naissance à aucune collatérale et doit innerver notamment les muscles du tibia. L'autre branche (N_2), d'un dia-

mètre un peu plus grand, passe entre la précédente N_1 et l'apodème tarsotibiale (Ap. t.). Elle émet de nombreuses collatérales (C) qui innervent le muscle dépresseur (M. d.).

Ces deux nerfs sont colorés superficiellement en jaune, chez les Criquets assez âgés, ce qui rend leur identification plus aisée.

La dissection de la branche inférieure (N_2), en général plus accessible, est moins délicate. Dans ce cas, on sectionne successivement les collatérales : les deux extrémités sont ligaturées. On peut ainsi obtenir un nerf mesurant 15 à 20 millimètres de longueur.

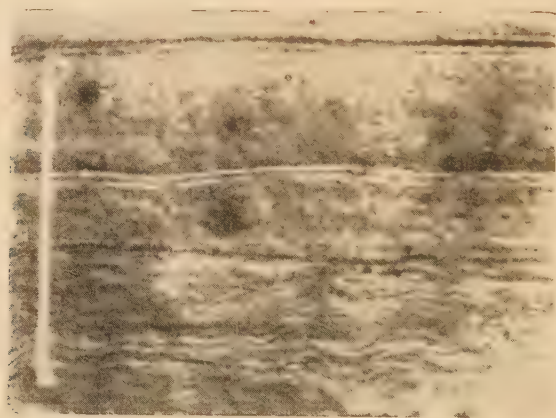


FIG. 6. — Microphotographie d'une portion de nerf périphérique de la patte sauteuse de Criquet. L'une des fibres atteint $15\ \mu$ de diamètre.

L'échelle représente $40\ \mu$.

Nous avons entrepris l'étude anatomique de ces deux nerfs d'après la technique décrite pp. 27-28 (1). Ils contiennent l'un et l'autre deux groupes de fibres de diamètres très différents : les unes ont un diamètre compris entre 10 et $15\ \mu$ pour le nerf N_1 , 8 et $12\ \mu$ pour le nerf N_2 ; leurs membranes, de $1\ \mu$ d'épaisseur environ, sont nettement visibles ; ces fibres, au nombre de trois en général, sont groupées au centre du nerf. Les autres fibres ont un diamètre n'excédant pas $2\ \mu$; elles se trouvent à la périphérie (Fig. 6).

(1) Ce travail anatomique, de même que celui entrepris sur les fibres géantes de Blatte, a été effectué en collaboration avec Mme GUÉRIN.

Ces données anatomiques et histologiques sont très analogues à celles obtenues par HOYLE (1955).

Nous verrons que les réponses électriques enregistrées sur ces nerfs se répartissent en deux ondes.

IV. — Antennes de *Bombyx Mori*, de *Vespa Vulgaris*, d'*Apis Mellifica*.

L'antenne de *Bombyx Mori* ou d'Abeille est sectionnée aussi près que possible de la tête. Il est nécessaire, dans ces deux cas, pour obtenir un contact électrique satisfaisant, de sectionner le premier article du fouet antennaire. Pour la Guêpe, la même technique est utilisée, mais il n'est pas nécessaire de sectionner le premier article.

Le liquide physiologique est celui que préconisent EPHRUSSI et BEADLE (1936) dans les expériences de transplantation d'yeux chez *Drosophila* :

NaCl	128	mMol.g./litre
KCl	4,7	—
CaCl ₂	1,9	—

CHAPITRE II

CUVES ET ELECTRODES

1) *Dans le cas de la chaîne ganglionnaire de Blatte ou de Criquet*, une cuve étanche en plexiglass a été réalisée : elle comporte deux paires d'électrodes impolarisables en fil d'argent chloruré de 0.3 mm. de diamètre, distantes de 3 mm. Les deux électrodes excitatrices, les deux électrodes réceptrices sont distantes l'une de l'autre de 2 mm. Un ajutage permet l'arrivée éventuelle d'un mélange gazeux.

2) Le même type de cuve ne peut être adapté, ni au *nerf cercal*, ni au *nerf de la patte sauteuse de Criquet*, étant données les dimensions réduites de ceux-ci et leur dessiccation rapide :

La cuve étanche utilisée est constituée de 4 larges électrodes liquides séparées par de courts intervalles d'air (0,3 mm.) (« air-gaps ») et remplies de liquide physiologique. La cathode excitatrice peut être parcourue par un courant de liquide de composition variable, à une température réglable. Des fils d'argent chloruré relient ces électrodes aux appareils d'excitation et d'enregistrement (Fig. 7).

3) Un autre type de cuve a été mis au point pour tester les *fibres géantes de Blatte* à l'aide de microélectrodes.

Une cuve étanche en plexiglass à demi remplie de liquide physiologique saturé du mélange gazeux choisi, est munie d'un système à niveau constant. Un ajutage permet de changer rapidement les solutions. Sur le fond de la cuve, repose une pièce rectangulaire en plexiglass dans laquelle a été ménagée une baignoire de 2 mm. de profondeur, 4 mm. de large, 25 mm. de long, dans laquelle est coulé un gel d'agar-agar, au moment de l'expérience. La chaîne est disposée sur ce gel. Elle est maintenue en place par l'intermédiaire des deux fils qui lient ses extrémités et passent sous deux élastiques (Fig. 8).

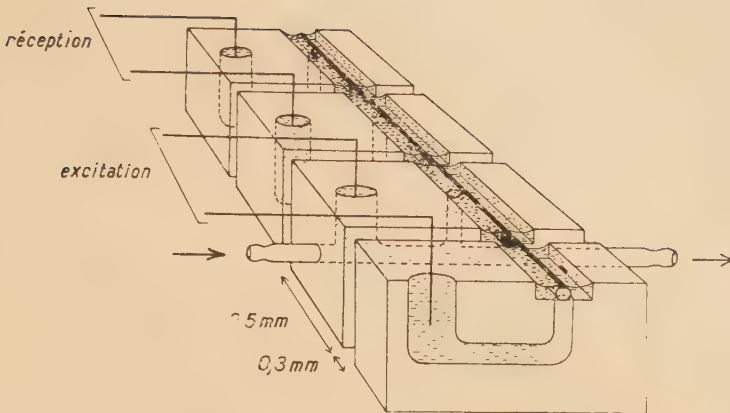


FIG. 7. — Cuve constituée de quatre larges électrodes liquides, séparées par de courts intervalles d'air (« air-gaps ») et remplies de liquide physiologique. Le compartiment contenant la cathode excitatrice peut être parcouru par un liquide de composition et de température convenables.

Des fils d'argent chloruré relient les électrodes aux systèmes d'excitation et d'enregistrement.

Cette cuve est utilisée pour l'étude du nerf cercal de Blatte (*Blabera Fusca*), ou du nerf crural de la patte sauteuse de Criquet.

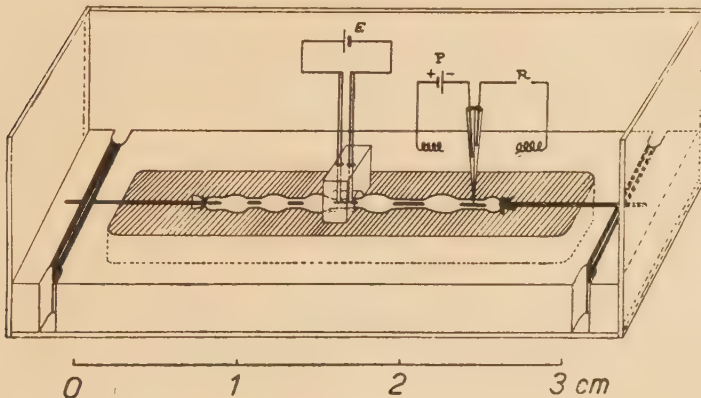


FIG. 8. — Schéma de la cuve et du dispositif utilisés pour l'étude de la fibre à l'aide de microélectrodes. La face avant de la cuve n'a pas été représentée.

La chaîne ganglionnaire repose sur un gel d'Agar-agar. Elle est tenue à chacune de ses extrémités par un fil maintenu par un bracelet de caoutchouc.

E : système d'excitation ; R : circuit d'enregistrement ; P : circuit de polarisation.

Une microélectrode double est figurée.

4) Dans le cas des antennes de *Bombyx* du Mûrier, d'Abeille ou de Guêpe, la cuve étanche est en plexiglass et comprend deux électrodes liquides, remplies de la solution physiologique dont la composition a été indiquée plus haut. Deux fils d'argent chloruré les relient à l'amplificateur. L'une des deux électrodes est mobile et peut être rapprochée de l'autre, au moyen d'une vis

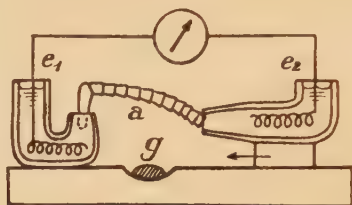


FIG. 9. — Dispositif pour l'étude de l'antenne isolée d'Abeille, de Guêpe ou de Bombyx.

— l'antenne est disposée en a .

e_1 et e_2 : électrodes remplies de liquide physiologique, 2 fils d'argent relient celles-ci au système amplificateur ; e_2 est mobile.

En g est disposée une goutte de la substance odorante à étudier.

micrométrique. Une goutte de substance odorante peut être déposée à une distance convenable de l'antenne. Un ajutage permet d'autre part l'arrivée dans la cuve de vapeurs odorantes ou de mélanges gazeux convenables saturés d'humidité.

L'extrémité postérieure de l'antenne trempe dans l'une des électrodes ; l'extrémité inférieure est retenue par capillarité par l'autre électrode (Fig. 9).

CHAPITRE III

APPAREILLAGE ELECTRIQUE

I. — Dispositif d'enregistrement utilisé dans le cas d'électrodes externes.

Il comprend un oscillographe cathodique, un amplificateur différentiel. L'amplification maximum de l'ensemble permet de mettre en évidence des phénomènes électriques de 20 microvolts.

La constante de temps est de 2 secondes. Un deuxième montage, constitué d'un amplificateur à quatre étages, d'une double diode, d'un intégrateur et d'un deuxième oscillographe, permet éventuellement d'enregistrer de façon continue l'activité moyenne du tissu.

II. — Dispositif d'enregistrement utilisé dans le cas de microélectrodes intracellulaires.

Il comprend un oscillographe cathodique, un amplificateur à courant continu. La grille de celui-ci est attaquée par l'intermédiaire d'un étage à cathode flottante ou « cathode follower ».

Un tel montage présente l'avantage d'avoir un courant grille très faible. Cette particularité a un intérêt considérable dans notre cas ; en effet, un courant, même faible, traversant une fibre nerveuse, y déterminerait une polarisation non négligeable et, de ce fait, entraînerait des perturbations plus ou moins considérables. L'amplificateur à cathode flottante a en outre l'avantage de fonctionner même si la résistance de circuit grille est très élevée. Il est donc parfaitement adapté à l'emploi de microélectrodes, dont la résistance atteint fréquemment 50 mégohms (50 M Ω). Rappelons d'ailleurs que, pour ces deux raisons, l'amplificateur à cathode flottante est utilisé très fréquemment en microélectrophysiologie.

Le tube monté en cathode flottante est placé aussi près que possible de la microélectrode, de façon à éviter les effets de

capacité le long de la ligne de liaison, qui auraient pour conséquence d'atténuer les phénomènes rapides.

La longueur de la ligne est ramenée à 6 cm. ; le fil lui-même n'est pas blindé, l'ensemble étant dans une cage de Faraday. Finalement, la capacité parasite due à la ligne est négligeable.

Il n'en est pas de même, comme nous le verrons plus loin, de la capacité formée par la microélectrode elle-même.

Un dispositif potentiométrique permet de mesurer les amplitudes des potentiels observés.

Les électrodes sont étirées à la main à partir de sous-tiré pyrex de 2 mm. de diamètre extérieur. Leur diamètre à la pointe est contrôlé au microscope optique ; celles dont le diamètre est supérieur à $0,5 \mu$ sont éliminées. Elles sont remplies de KCl 3M par ébullition sous pression réduite, puis leur résistance ohmique est mesurée. Elle doit être d'au moins 10 M Ω et peut atteindre 100 M Ω .

L'écart entre ces deux valeurs est dû à ce que les diamètres intérieurs des microélectrodes ayant même diamètre extérieur sont très variables : ceci provient de ce que l'épaisseur de la paroi du sous-tiré pyrex n'est pas constante.

Une capacité non négligeable est créée par la paroi de la microélectrode plongeant dans le liquide physiologique. Cette capacité a été évaluée par NASTUK et HODGKIN (1950), d'après la formule établie dans le cas d'un câble coaxial. La valeur trouvée est de l'ordre de 10^{-6} microfarads par millimètre de longueur de l'électrode. En pratique, l'électrode est immergée dans le liquide physiologique entourant le tissu, et cela sur une longueur de 4 à 6 mm., de sorte que la capacité de l'électrode est de l'ordre de $4 \text{ à } 6 \cdot 10^{-6}$ microfarads.

Dans le cas d'une électrode de 100 M Ω , la constante d'établissement du courant peut atteindre, pour l'ensemble de l'appareillage, 0,6 msec. On doit donc s'attendre à une atténuation des phénomènes rapides, dont il sera tenu compte lors de l'évaluation de l'amplitude des potentiels d'action.

III. — Circuit d'excitation.

Le montage est identique à celui mis au point par MONNIER et utilisé par CORABŒUF (1952). Il permet d'obtenir deux décharges de condensateurs que l'on peut décaler dans le temps l'une par rapport à l'autre, et dont on peut faire varier indépendamment la constante de temps (75 à 600 μ sec.) et l'intensité. Ces deux décharges sont appliquées aux quatre sommets d'un pont de Bishop pris deux à deux.

Deux résistances de 50.000 ohms sont mises en série avec chacune des électrodes excitatrices. Les décharges sont commandées par deux relais fonctionnant à l'ouverture. L'un des chocs peut être supprimé à volonté.

DEUXIEME PARTIE

CARACTERISTIQUES FONCTIONNELLES DES FIBRES NERVEUSES D'INSECTES

CHAPITRE I

RESULTATS OBTENUS DANS DES CONDITIONS NORMALES

Certaines caractéristiques fonctionnelles de la fibre nerveuse d'Insecte peuvent être déterminées avec une bonne approximation à l'aide d'électrodes externes : c'est le cas de la durée des influx, de la vitesse de conduction, de la chronaxie ; ces valeurs ont été mesurées par ROEDER (1953) sur la chaîne ganglionnaire de Blatte.

L'étude de la période réfractaire, celle de l'amortissement, peuvent aussi être effectuées par cette même méthode.

La détermination exacte de la valeur du potentiel de membrane et des caractéristiques du potentiel d'action ne peut s'effectuer que sur une seule fibre. Il est possible, dans certains cas, de disséquer une seule fibre et de l'étudier en recueillant les phénomènes électriques entre une extrémité dépolarisée au KCl et une partie saine. C'est la méthode que KATO (1934), TASAKI (1939), STAMPFLI (1946) notamment ont utilisée dans le cas du sciatique de Grenouille.

Dans le cas de la fibre géante de Blatte, une telle technique ne semble pas applicable en raison d'une part de la difficulté de suivre le trajet des fibres, et d'autre part de leur consistance très molle. Dans ce cas, il est donc nécessaire d'employer la technique des microélectrodes.

1. — Valeur du potentiel de membrane de la fibre géante de Blatte.

Lorsque la pointe de l'électrode a pénétré dans la fibre, le potentiel de membrane enregistré reste en général stable pendant une heure, et ceci à 3 ou 4 mV. près. On peut donc admettre que le dommage causé par la microélectrode est faible.

Les valeurs trouvées au cours d'une cinquantaine de mesures se sont échelonnées entre 60 et 90 mV., avec une moyenne de 78 mV.

Ces valeurs sont, comme le montre le tableau I, supérieures en moyenne à celles trouvées dans le cas des autres tissus nerveux. Elles sont nettement inférieures à celles qui correspondent au tissu musculaire, excepté le cas du muscle alaire et du muscle de la patte sauteuse de *Locusta*.

2. — Caractéristiques du potentiel d'action.

Celui-ci peut être décomposé en deux phases :

a) *Une phase rapide.*

Elle comprend :

— une *phase ascendante* d'une durée allant de 0,4 à 0,7 msec. : celle-ci correspond en général, non seulement à une annulation du potentiel de membrane, mais à une inversion de celui-ci. Ce dépassement du potentiel zéro, ou « overshoot », peut atteindre 15 à 20 mV. Dans certains cas, il n'y a pas de dépassement ; quelquefois même, l'annulation du potentiel de membrane est partielle.

— une *phase descendante*, d'une durée comprise entre 0,9 et 1,1 msec.

La durée totale de la phase rapide est comprise entre 1,3 et 1,8 msec. pour une température de 18° à 20°.

Les amplitudes des potentiels d'action se sont réparties entre 65 et 92 mV., avec une moyenne de 85 mV.

TABLEAU I

ESPÈCE ANIMALE	TISSUS	POTENTIEL DE MEMBRANE EN mV.	POTENTIEL D'ACTION EN mV.	AUTEURS
<i>Calmar</i> (<i>Loligo forbesi</i>)	fibre nerveuse non myélinisée	62	88	HODGKIN et KATZ (1949)
<i>Seiche</i> (<i>Sepia officinalis</i>)	»	61	104	WEIDMANN (1951)
<i>Seiche</i> in situ	»	51	108	COLE (1942)
<i>Grenouille</i> (<i>Rana temporaria</i>)	fibre nerveuse myélinisée	60 à 80	100 à 130	WOODBURY (1952)
»	fibre de muscle strié	88	119	NASTUK et HODGKIN (1950)
<i>Criquet</i> (<i>Locusta migratoria</i>)	fibre musculaire de la patte sauteuse	60	70 à 80	DEL CASTILLO, HOYLE et MACHNE (1953)
»	fibre de muscle alaire	50 à 70	50 à 70	HAGIWARA (1953) HAGIWARA et WATANABE (1954)
<i>Veau</i>	fibre de Purkinje	71	110	CORABOEUF et WEIDMANN (1949)

b) Une phase lente ou potentiel consécutif.

Celui-ci, nettement positif dans la plupart des cas, l'était à peine dans certains autres.

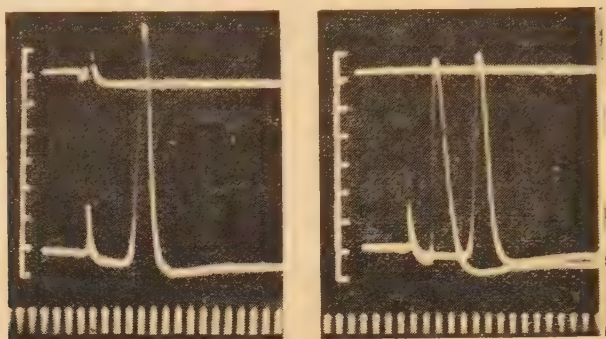


FIG. 10 (à gauche). — Potentiel d'action et potentiel de membrane de fibre géante de Blatte (*Periplaneta americana*) recueillis à l'aide d'une microélectrode.

Le tracé supérieur représente le potentiel 0 obtenu lorsque la microélectrode est en dehors de la fibre. Dès que celle-ci a traversé la membrane, le spot de l'oscillographe forme le tracé inférieur, dont le niveau indique le potentiel de membrane au repos. A la suite d'une excitation électrique indiquée par un bref artéfact, apparaît l'influx ou potentiel d'action. On voit que, pendant une partie de la durée de ce dernier, le potentiel de membrane s'inverse.

L'échelle des temps est graduée en 0,5 msec.

L'échelle des amplitudes représente 80 mV.

FIG. 11 (à droite). — Fibre géante de Blatte : mesure de la vitesse de conduction.

— distance entre les 2 points explorés : 11,3 mm.

— intervalle de temps entre les deux potentiels d'action : 1,6 msec.

— vitesse de conduction : 7 m./sec.

Comme pour la figure II, le tracé supérieur indique le zéro de potentiel.

Un potentiel d'action typique est représenté sur la figure 10. Son amplitude est de 80 mV. (la valeur du potentiel de membrane est de 63 mV.).

La durée de la phase rapide est de 1,5 msec.; la durée de la phase lente est de 4 msec. Ces valeurs ont été déterminées à la température de 18°.

L'allure générale du potentiel d'action de la fibre nerveuse de Blatte est tout à fait analogue à celle décrite par WOODBURY (1952), dans le cas de la fibre nerveuse de Grenouille.

La durée de la phase brève du potentiel d'action est voisine de celle trouvée par ROEDER (1953).

Le potentiel consécutif est très peu positif et même quelquefois nul. Chez la Grenouille, par contre, il est nettement positif.

Enfin, les potentiels consécutifs du nerf de Blatte ont une durée beaucoup plus courte que ceux enregistrés dans le cas du Crabe, au moyen d'électrodes externes (LEVIN, 1927 ; FURUSUWA, 1929).

Une incertitude persiste au sujet de l'amplitude réelle des potentiels d'action et, par conséquent, de la valeur du dépassement de la ligne de potentiel zéro.

En effet, à cause de la résistance élevée de la microélectrode (20 à 100 M Ω), le système d'enregistrement atténue les phénomènes rapides. D'après les évaluations approximatives faites page 38, la constante de temps d'établissement est de 0,6 msec.

Or, la phase ascendante du potentiel d'action dure 0,5 msec. : cela correspond à une fréquence de 2.000/sec.

Si l'on introduit dans le circuit d'enregistrement des oscillations d'une fréquence de 2.000/sec., et d'amplitude fixe, on constate que l'amplitude recueillie lorsque les oscillations sont envoyées à travers une microélectrode de 10 M Ω est diminuée de 1/3 par rapport à celle recueillie lorsque celle-ci est court-circuitée. Or, la valeur de 10 M Ω est une valeur minima. L'amplitude des potentiels d'action est donc supérieure d'au moins 1/3 aux valeurs indiquées. Ainsi, le potentiel d'action de la figure 10 aurait une amplitude de 107 mV., au lieu de 80 mV., avec un dépassement de 44 mV. Ces valeurs sont tout à fait analogues à celles obtenues sur les autres tissus.

Enfin, dans plusieurs cas, des potentiels d'action de 30 à 40 mV. au maximum ont été enregistrés pour un potentiel de membrane de 70 mV. On peut alors supposer que l'électrode s'est bouchée presque complètement au contact du cytoplasme et que, de ce fait, la résistance a augmenté de façon considérable. Ceci pourrait expliquer l'absence d'inversion du potentiel de membrane observée dans certains cas, à moins qu'elle ne soit due, comme le pensent DEL CASTILLO, HOYLE et MACHNE (1953), à un mauvais état physiologique.

La durée des potentiels d'action est en accord avec les

mesures faites par ROEDER (1953) sur ce même matériel, à l'aide d'électrodes externes.

3. — Vitesse de conduction.

Elle a été évaluée par ROEDER (1953), à 6 à 7 m./sec. dans le cas des fibres géantes de Blatte, étudiées à l'aide d'électrodes externes. Il nous a été possible de confirmer cette mesure en introduisant une microélectrode, successivement en deux points de la chaîne ganglionnaire, séparés par une distance connue.

La distance entre les deux points explorés était de 11,3 mm.; l'intervalle de temps entre les deux potentiels d'action était de 1.6 msec.; la vitesse de conduction est donc de 7 m./sec. (fig. 11). La longueur d'onde est de 10,5 mm. pour un potentiel d'action d'une durée de 1,5 msec.

4. — Mesure de la période réfractaire.

INTRODUCTION.

Cette caractéristique de l'activité nerveuse a été définie par ADRIAN (1921) : lorsque, à la suite d'une excitation, un potentiel d'action prend naissance et se propage le long d'une fibre nerveuse, celle-ci reste pendant un certain temps incapable de réagir à une nouvelle excitation, si intense soit-elle. Cette phase d'inexcitabilité est appelée période réfractaire absolue.

Puis l'excitabilité réapparaît : le potentiel d'action augmente peu à peu d'amplitude pour atteindre finalement la même amplitude que le potentiel d'action initial. L'intervalle minimum séparant deux réponses identiques maximales est appelé période réfractaire relative.

Résultats.

Les mesures ont été effectuées sur la chaîne ganglionnaire abdominale de Blatte et de Criquet. Une première excitation, d'une durée de 300 μ sec., d'intensité suffisante pour obtenir une réponse d'amplitude maximale, est appliquée. Une deuxième excitation d'une durée et d'une intensité égales la première lui succède à des intervalles de temps croissants. Pour chaque intervalle, l'amplitude de la réponse est mesurée. Cette

étude a été effectuée à 18°. Dans ces conditions, les valeurs moyennes trouvées pour la période réfractaire absolue sont de 2 msec., dans le cas de la Blatte (fig. 12), 3,2 msec., dans le cas du Criquet (fig. 13). La période réfractaire relative a une durée d'environ 10 msec. chez la Blatte, de 8 msec. chez le Criquet.

Dans le cas de la chaîne ganglionnaire d'Ecrevisse, la période réfractaire absolue des fibres latérales est supérieure à 4,5 msec. ; celle des fibres médianes est de 2 msec. (WIERSMA, 1947).

La période réfractaire absolue du nerf de Grenouille est de 1 msec. environ ; la période réfractaire relative dure de 7 à 10 msec. (ERLANGER et GASSER, 1937).

5. — Etude de l'amortissement.

INTRODUCTION.

La notion d'amortissement a été décrite par MONNIER et COPPÉE (1938, 1939), MONNIER et CORABOEUF (1948). Son étude exige l'emploi de deux décharges brèves, d'intensités réglables indépendamment l'une de l'autre, d'intervalle réglable, entre 0 et 20 msec. environ. La méthode utilisée pour sa mesure est la suivante : on applique au nerf un stimulus bref, d'intensité sous-liminaire (90 % du seuil, par exemple). Après un intervalle de temps connu, on applique au nerf un deuxième stimulus d'une durée identique à celle du premier, mais d'intensité M ajustée de façon à obtenir une réponse électrique juste perceptible à l'oscillographe.

A mesure que croît l'intervalle entre les deux stimuli, M , d'abord égal à 10 % de S , soit M_0 , atteint la valeur S , la dépasse, dans certaines conditions (maximum M_1), puis retrouve de façon définitive la valeur S après un intervalle de 5 à 10 msec. Les écarts entre M et S traduisent en grandeur et en signe le décours du « processus d'excitation » éveillé par le stimulus initial.

Le rapport G est défini comme étant le rapport entre les écarts correspondant aux maxima des deux phases ci-dessus, soit :

$$G = \frac{S - M_0}{M_1 - S}$$

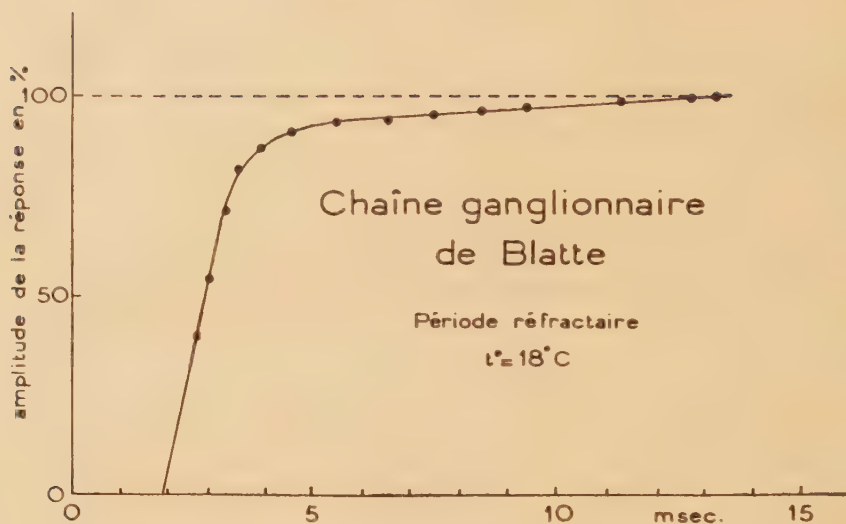


FIG. 12. — Mesure de la période réfractaire de la chaîne ganglionnaire de Blatte. L'intersection de la courbe avec les abscisses indique la durée de la période réfractaire absolue : 2 msec.

La période réfractaire relative s'étend jusque vers 13 msec.

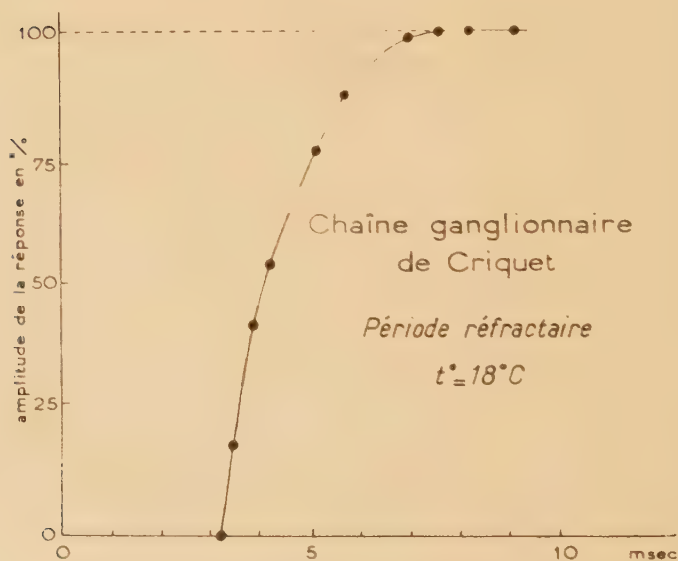


FIG. 13. — Mesure de la période réfractaire de la chaîne ganglionnaire de Crique.

- la période réfractaire absolue est de 3,2 msec.
- la période réfractaire relative dure 8 msec.

En pratique, au lieu de porter sur les tracés la valeur de M en abscisses, on portera l'expression

$$\frac{S - M}{S}$$

ce qui donne d'une manière plus imagée l'allure du processus d'excitation, sans rien changer au calcul de G . Ce rapport G est un facteur qui caractérise immédiatement le degré d'amortissement.

Les valeurs de G trouvées dans le cas du nerf de Grenouille normal sont de 9 environ. Des valeurs inférieures à 7,2 ont été obtenues dans le cas de nerfs décalcifiés, ayant une tendance très nette à l'autorythmicité. Elles semblent se rapporter à un niveau d'amortissement critique délimitant les domaines correspondant, respectivement, aux processus apériodiques et périodiques.

En présence de 5 % de CO_2 , G augmente et peut devenir infini.

Le nerf de Crabe présente en général des processus d'excitation presque complètement amortis. La courbe des processus d'excitation est en général plus étalée dans le temps (15 msec. environ) que celle des nerfs de Grenouille (7 msec.) (CORABOEUF, 1952).

D'autre part, d'après LAGET (1951), pour tous les nerfs de Mammifères, G passe par une valeur minimum, pour une durée de 1 msec. entre le stimulus conditionnant et le stimulus explorateur, alors que cette durée est de 3 msec. pour le nerf de Grenouille.

Les valeurs de l'amortissement G déterminées par cet auteur sont très différentes suivant le matériel étudié : elles s'échelonnent en effet entre 6, dans le cas d'un nerf mixte : le sciatique poplité externe, 18 dans le cas d'un nerf moteur, 45 dans le cas d'un nerf sensitif : l'accessoire du saphène externe ou du saphène interne.

Elles s'accompagnent d'une très remarquable différence de sensibilité de ces divers types de nerfs à l'anhydride carbonique : en effet, le passage du carbogène à l'oxygène pur provoque, dans le cas d'un nerf sensitif, une baisse des seuils de 50 %. Par contre, dans le cas d'un nerf moteur, cette baisse est de 70 %. Elle atteint 95 % dans le cas d'un nerf mixte.

MONNIER et LAGET (1949), LAGET (1949) ont montré qu'il existe, dans certaines limites, un parallélisme entre l'amortissement et le potentiel de membrane et plus particulièrement la fraction L, ou fraction labile de ce dernier. La notion de fraction L a été définie par LORENTE DE NO (1947) ; cette relation a été établie à la suite de l'étude des modifications de G sous l'effet du CO_2 , de l'anoxie, du calcium (LAGET, 1949).

MONNIER et CORABOEUF (1948) avaient montré préalablement que l'amortissement variait lui-même parallèlement au seuil d'excitation.

En résumé, les nerfs ayant une valeur de G importante, tels les nerfs sensitifs, doivent avoir un potentiel de membrane élevé et manifester une sensibilité particulièrement faible vis-à-vis de l'anhydride carbonique.

Les études comparées de l'amortissement et du potentiel de membrane, d'une part, celle de l'action de l'anhydride carbonique, d'autre part, sur le tissu nerveux d'Insecte présentent donc un intérêt primordial.

Résultats obtenus dans le cas de la chaîne ganglionnaire de Blatte (*Periplaneta americana*).

Nous avons utilisé la même technique que celle décrite plus haut. Des chocs d'une durée comprise entre 75 et 150 μ sec. ont été appliqués. L'intensité du premier choc est fixée à 90 % du seuil. La valeur de celui-ci est contrôlée en fin d'expérience. Le diamètre des électrodes est de 0,3 mm.

Dans ces conditions, il n'a pas été possible de mettre en évidence une phase d'inhibition : G est donc infini dans ce cas. La courbe rejoint la ligne des seuils au bout de 8 msec. environ : elle est du type très amorti et rappelle tout à fait celle obtenue dans le cas du nerf non myélinisé de Crustacé (Crabe) (figure 14).

Il importe de déterminer quelles fibres ont été testées au cours de ces mesures d'amortissement effectuées à l'aide d'électrodes externes.

On sait qu'il existe un rapport d'une part entre le seuil d'excitabilité et la vitesse de conduction, d'autre part entre la vitesse de conduction et le diamètre des fibres nerveuses (ERLANGER et GASSER, 1937). Conformément aux données de ces auteurs,

les fibres géantes, dont le diamètre atteint couramment 30μ , tandis que celui des autres fibres ne dépasse pas 15μ , doivent être les premières à répondre à des chocs électriques d'intensité croissante.

De même, il existe un rapport entre l'amplitude des potentiels d'action et la vitesse de conduction des fibres (BLAIR et ERLANGER, 1933). Les fibres géantes doivent donc donner les potentiels d'action les plus élevés.

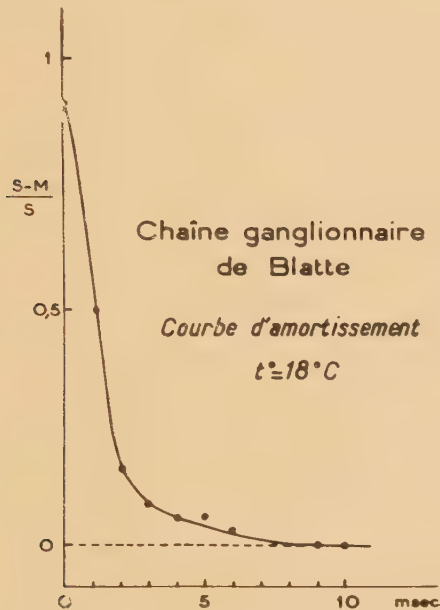


FIG. 14. — Chaine ganglionnaire de Blatte. Courbe d'amortissement obtenue avec des électrodes excitatrices de $0,5 \text{ mm.}$ de diamètre.

La courbe est du type très amorti et rappelle celle du nerf non myélinisé de Crustacé.

Abscisses : intervalles entre le stimulus conditionnant et le stimulus explorateur.

Ordonnées : valeur du rapport $\frac{S-M}{S}$, S et M étant respectivement la valeur du seuil pour un choc unique, et la valeur du choc explorateur.

Les fibres que nous avons testées présentent précisément ces critères. Notamment, les potentiels d'action sont de l'ordre de $2 \text{ à } 6 \text{ mV.}$ alors que ceux des autres fibres n'excèdent pas $300 \mu\text{V.}$

On peut donc admettre que les fibres sur lesquelles ont porté les mesures d'amortissement étaient des fibres géantes.

Les évaluations du potentiel de membrane effectuées sur les fibres géantes de Blatte semblent confirmer l'existence d'un rapport entre un amortissement important et un potentiel de membrane élevé. Il sera particulièrement intéressant de déterminer les réactions des fibres géantes à l'anhydride carbonique. Cette étude sera entreprise au cours du chapitre suivant.

Les résultats exposés dans ce chapitre sur les caractéristiques fonctionnelles de la fibre d'Insecte peuvent être résumés ainsi :

— Les fibres nerveuses d'Insectes possèdent un potentiel de membrane qui est plus élevé que les potentiels de membrane enregistrés par différents auteurs sur des tissus nerveux variés. Il est vraisemblable que ce potentiel de membrane résulte d'un métabolisme particulièrement intense et que, par conséquent, l'action du gaz carbonique sur ce tissu doit être différente de celle qui a lieu pour un tissu à métabolisme plus faible.

— la phase rapide du potentiel d'action ne présente aucune particularité.

— Par contre, le potentiel consécutif se différencie de celui des autres fibres nerveuses par une positivité faible ou même quelquefois nulle.

Les valeurs de la période réfractaire se rapprochent de celles obtenues dans le cas de l'Ecrevisse et de la Grenouille.

— Le nerf d'Insecte est du type très amorti, comme le nerf de Crabe.

CHAPITRE II

MODIFICATIONS EXPERIMENTALES

DES CARACTERISTIQUES FONCTIONNELLES DES FIBRES NERVEUSES D'INSECTES

I. — Effet du remplacement de l'ion sodium par l'ion choline.

HODGKIN et KATZ (1949 a), HODGKIN, HUXLEY et KATZ (1950), HODGKIN (1950) ont montré que l'influx nerveux ou potentiel d'action s'accompagne d'une entrée d'ions sodium dans la fibre et d'une sortie à peu près équivalente d'ions potassium. Lors du retour à l'état initial, l'excès d'ions sodium dont s'est enrichie la fibre pendant l'influx, est éliminé. Pour expliquer ce fait, HODGKIN et son école postulent l'existence d'un mécanisme de transport actif du sodium de l'intérieur vers l'extérieur ou « pompe à sodium ». Cette pompe fait appel, pour fonctionner, aux ressources énergétiques du métabolisme ; elle requiert une énergie d'autant plus grande qu'elle doit refouler les ions sodium selon un gradient de concentration plus élevé. Ainsi, la réduction de la teneur en ions sodium du milieu extérieur réduit l'amplitude du potentiel d'action (en réduisant le taux des ions sodium entrant dans la fibre à cette occasion), mais aussi facilite le retour à l'état initial en réduisant l'effort demandé au mécanisme biochimique d'excrétion du sodium. C'est pourquoi les effets des solutions hyposodiques ont été mis en évidence sur de nombreux matériels ; aussi, nous nous sommes proposé de les étudier sur le tissu nerveux d'Insecte et en particulier sur la fibre géante de Blatte ; les variations des caractéristiques électriques de celle-ci ont été suivies à l'aide de microélectrodes.

Le liquide physiologique hyposodique utilisé contenait 38,5 mMol.g./litre de ClNa au lieu de 154. L'isotonie a été rétablie en ajoutant à la solution 154 — 38,5, soit 115,5 mMol.g. de chlo-

rure de choline. Un dispositif permet de passer très rapidement d'une solution à l'autre, la cuve étant d'ailleurs d'un faible volume (5 cm³). Un micro-relais, fixé sur le bras du micro-manipulateur supportant le tube amplificateur à cathode flottante, permet de court-circuiter l'électrode ; ainsi, il est facile d'obtenir sur le même tracé le potentiel zéro en même temps que le potentiel de membrane et le potentiel d'action.

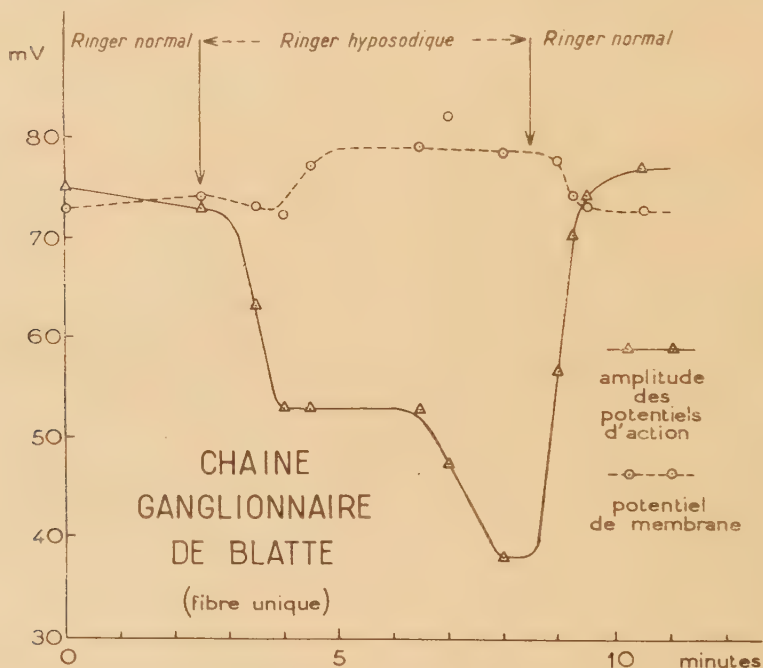


FIG. 15. — Chaîne ganglionnaire de Blatte (fibre unique).

Action d'un liquide physiologique à faible teneur en sodium (1/4 de la valeur normale) sur l'amplitude du potentiel d'action et la valeur du potentiel de membrane.

À la diminution du potentiel d'action correspond un accroissement du potentiel de membrane, comme le prévoit la théorie ionique formulée par HODGKIN et KATZ.

Nous décrivons une expérience particulièrement typique : lors du remplacement du Ringer normal par le Ringer hyposodique, l'amplitude initiale du potentiel d'action, qui était de 74 mV., n'est plus, après 1 min. 30 sec. de contact avec la solution hyposodique, que de 53 mV. (fig. 15) ; puis il se stabilise à cette valeur durant 2 min. 30 sec. Son amplitude diminue à nou-

veau brusquement en même temps qu'il passe par un stade de dédoublement. Au bout de 5 min. 30 sec., l'amplitude n'est plus que de 38 mV.

Le Ringer hyposodique est alors remplacé par du Ringer normal. Après 1 min. 30 sec., l'amplitude atteint 76 mV.

Simultanément, le potentiel de membrane passe de 73 mV. (Ringer normal) à 79 mV. (Ringer hyposodique) et se stabilise à cette valeur. Lors du retour au Ringer normal, il diminue peu à peu jusqu'à 72,5 mV., valeur très voisine de la valeur initiale.

Discussion..

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par HODGKIN et KATZ (1949 a), dans le cas de l'axone géant de Seiche ; par HUXLEY et STAMPFLI (1951), dans le cas de la fibre isolée de Grenouille ; par NASTUK et HODGKIN (1950), sur la fibre musculaire de Grenouille ; par DRAPER et WEIDMANN (1951), sur le cœur de Veau ; par CORABOEUF et OTSUKA (1956), sur le cœur de Cobaye.

Pour ces auteurs, l'action d'un Ringer hyposodique (Na 25 %) a lieu en une seule phase à laquelle fait suite un plateau pour lequel le potentiel d'action a diminué de 30 % environ.

Dans le cas de la Blatte, le potentiel d'action est diminué également d'environ 30 % à la fin de la première phase. On est alors conduit à penser que ces deux stades sont équivalents. La deuxième phase obtenue dans le cas de la fibre de Blatte, au cours de laquelle le potentiel de membrane reste stable, semble être l'indice d'un blocage de la conduction apparaissant peu à peu entre le point d'excitation et l'électrode réceptrice.

Le phénomène électrique subsistant ne serait alors que le décours électronique de la réponse locale non propagée.

On peut admettre que ces résultats sont conformes tout au moins qualitativement à la théorie ionique formulée par HODGKIN et KATZ (1949).

II. — Action de la polarisation anodique.

On sait que l'excitation électrique naît à la cathode du courant excitant, c'est-à-dire au lieu où le courant excitant réduit le potentiel de membrane. En conséquence, toute éléva-

tion du potentiel de membrane, quelle qu'en soit la cause, réduit l'excitabilité électrique ou, en d'autres termes, produit un état d'inhibition. C'est ainsi qu'une fibre nerveuse au voisinage de l'anode traversée par un courant durable se trouve avoir son potentiel de membrane accru par une telle polarisation anodique. Nous nous sommes proposé d'étudier les effets de l'inhibition par la polarisation anodique sur la fibre nerveuse d'Insecte (fibre géante de Blatte).

Une telle étude nécessitait jusqu'à l'an dernier, l'emploi de deux microélectrodes indépendantes, l'une amenant le courant polarisant, l'autre recueillant l'effet produit par ce dernier sur l'activité électrique ; ces microélectrodes fixées sur les bras de deux micromanipulateurs différents devaient être introduites dans la même fibre.

Cette technique très délicate, néanmoins utilisée dans le cas de la fibre de PURKINJE du cœur de Veau par WEIDMANN (1951), ne pouvait l'être dans le cas de la Blatte étant données les difficultés d'observation et de pénétration.

Notre étude a été rendue possible grâce à l'emploi d'une technique très ingénieuse mise au point par BENOIT, CORABŒUF et ETZENSPERGER : deux tubes de pyrex sont soudés l'un à l'autre, puis étirés ensuite à la flamme ; on obtient ainsi des microélectrodes jumelées, dont les deux conduits ont exactement même longueur et même diamètre.

On fait circuler à travers l'un des canaux, un courant électrique de sens tel que la pointe de la micro-électrode devienne négative par rapport à l'électrode située dans le liquide physiologique entourant la préparation. L'autre canal sert d'électrode réceptrice.

Cette technique de polarisation transmembranaire a été appliquée par BENOIT, CORABŒUF et ETZENSPERGER (1955) à la fibre musculaire de Grenouille, par CORABŒUF et nous-même (1956) à la fibre nerveuse de Grenouille. Nous la reprenons ici dans le cas de la fibre nerveuse de Blatte.

Les électrodes utilisées avaient un diamètre extérieur n'excédant pas $0,5 \mu$. La photographie (1), effectuée au microscope

(1) Elle est due à la grande obligeance du Dr. BERNHARDT, de l'Institut du Cancer de Villejuif, que nous remercions vivement.

électronique, d'une telle microélectrode (fig. 16), montre que le diamètre intérieur de chaque canal est d'environ $1.000 \text{ \AA}$; la résistance électrique de chaque canal était comprise entre 50 et $100 \text{ M}\Omega$.

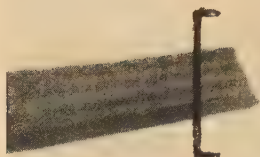


FIG. 16. — Microélectrode double utilisée pour des études de polarisation transmembranaire. (Photographie effectuée au microscope électronique par le Dr BERNHARDT).

L'échelle représente 1μ .

Diamètre extérieur à la pointe : $0,5 \mu$.

— Diamètre intérieur de chaque canal : $1.000 \text{ \AA}$ environ.

Résultats.

Sous l'effet d'une polarisation anodique croissante, le potentiel de membrane augmente progressivement ; le potentiel d'action s'accroît parallèlement ; le phénomène est réversible lorsqu'on annule peu à peu la polarisation anodique (fig. 17).



FIG. 17. — Potentiels d'action de fibre unique (chaîne ganglionnaire de Blatte) obtenus sous l'effet d'un courant anodique transmembranaire d'intensité croissante, puis décroissante.

On constate une augmentation de l'amplitude de la réponse et une inversion du potentiel consécutif.

Si l'on examine plus en détail les modifications de la réponse électrique sous l'effet d'une polarisation anodique maximale, puis décroissante, on constate :

1. — Une diminution progressive de l'amplitude du potentiel d'action.

La réponse passe de 150 mV. (valeur obtenue pour une polarisation anodique maximale), à 70 mV. (valeur correspondant à l'annulation de la polarisation) : si l'on tient compte de l'atténuation des variations rapides de potentiel qui résulte de la capacitance et de la résistance élevées de la microélectrode, cette correction faite, les sommets des potentiels d'action de la figure 18 s'alignent approximativement sur la droite pointillée.

2. — Une modification très marquée du potentiel consécutif.

Sous l'effet d'une polarisation anodique croissante (lire la figure 18 de droite à gauche), le potentiel consécutif, positif au



FIG. 18. — Même expérience que sur la figure 17. La polarisation anodique diminue régulièrement de gauche à droite. On voit que lorsque la polarisation anodique est élevée, le potentiel d'action est ample et suivi d'un important potentiel consécutif négatif.

- L'échelle des amplitudes est graduée en dizaines de millivolts.
- La ligne en pointillé indique le niveau qui serait atteint par les potentiels d'action après correction, compte tenu de la résistance et de la capacité de l'électrode.

départ, diminue, puis se transforme en un potentiel négatif, dont l'amplitude peut dépasser la moitié de l'amplitude totale du potentiel d'action. La durée peut atteindre 15 à 20 msec.

Cependant, le niveau pour lequel le potentiel consécutif se détache de la phase descendante du potentiel d'action reste assez peu modifié.

Discussion.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par BENOIT, CORABOEUF et ETZENSPERGER (1955), dans le cas du couturier de Grenouille. Selon ces auteurs, il est possible de transformer par une dépolarisation convenable de la membrane le potentiel consécutif normalement négatif en potentiel positif.

Les potentiels consécutifs des muscles et des nerfs paraissent donc se comporter de façon similaire sous l'influence des variations du potentiel de membrane.

Précisons qu'une série d'expériences effectuées selon la même technique sur le nerf myélinisé de Batraciens (CORABOEUF et BOISTEL, 1956) a donné des résultats comparables à ceux exposés plus haut. Il n'a pas été possible cependant d'obtenir des potentiels consécutifs négatifs d'amplitude aussi considérable que sur la chaîne ganglionnaire de Blatte.

En résumé, les effets de la polarisation anodique sont plus marqués sur le nerf de Blatte que sur tout autre matériel nerveux.

III. — Action de l'anhydride carbonique.

Cette étude a déjà suscité de très nombreux travaux, notamment au Laboratoire du Professeur MONNIER. Nous les passons rapidement en revue, avant d'exposer nos résultats.

1. — Rappel des données principales concernant l'effet du CO_2 .

a) *Effet sur le tissu nerveux* : En 1912, CARDOT a montré que le CO_2 augmente la rhéobase et diminue la chronaxie. ADRIAN (1920), NETTER (1928), DAVIS, PASCUAL et RICE (1928), GASSER et ERLANGER (1930), ont étudié les modifications de l'activité spontanée du nerf de Mammifère sous l'effet du CO_2 .

Ces auteurs attribuent au CO_2 un rôle inhibiteur vis-à-vis de l'excitabilité nerveuse.

LORENTE DE NO (1947) a montré que le gaz carbonique augmente le potentiel de membrane. Cette élévation, selon cet auteur, ne résulte pas de l'acidification que produit ce gaz, mais bien d'une action spécifique exercée par ce gaz sur le métabolisme.

LAGET (1949, 1950), LAGET et Collaborateurs (1950 a et b, 1951), ont ensuite montré que, d'une manière très générale, le gaz carbonique amortit le nerf. Les résultats obtenus par ces auteurs indiquent d'autre part qu'il existe un parallélisme étroit entre l'amortissement et le potentiel de membrane. Ils montrent en outre une différence entre les fibres sensibles et les fibres motrices des Mammifères : les fibres motrices, normalement moins amorties, sont plus sensibles à l'action amortissante du gaz carbonique.

CORABOEUF, (1952) s'est attaché à déterminer que le CO_2 exerce bien sur le tissu nerveux une action spécifique indépendante de la baisse de pH provoquée par ce gaz.

En effet, sur le nerf myélinisé isolé de Batracien, l'action de variations de pH importantes sur le seuil et l'amortissement est très faible, tandis que l'action du CO_2 à pH constant est considérable.

Sur le nerf non myélinisé de Crustacé, l'action spécifique du CO_2 est importante, bien que les effets des variations de pH soient notables. L'action spécifique du CO_2 porterait sur les mécanismes biochimiques responsables du métabolisme.

Cette hypothèse a reçu quelques confirmations à la suite des expériences de LEGOUX (1951), (LEGOUX et THIEULIN (1951 a et c). D'après ces auteurs, le CO_2 agirait en renversant ou en limitant les cycles qui produisent normalement le CO_2 respiratoire par décarboxylation.

b) Toutefois, *sur le muscle strié de Batracien*, BENOIT, ETZENSPERGER et AUDIBERT (1954) ont montré que ce tissu, en présence de bicarbonate, réagit au CO_2 par une augmentation de l'excitabilité.

c) De même, *sur les centres et notamment sur le centre respiratoire*, on connaît depuis longtemps l'action excitante du gaz carbonique.

Quelle est l'origine de cette différence d'action du gaz carbonique selon qu'il s'agit de nerfs périphériques ou de centres nerveux ?

Peut-être cette différence découle-t-elle de l'intensité du métabolisme, celui-ci étant très faible pour les nerfs, intense pour les muscles et les centres. Or, le métabolisme des nerfs non myélinisés d'Invertébrés est beaucoup plus élevé que celui des nerfs myélinisés de Vertébrés (BERESINA, 1932 ; BERESINA et FENG, 1933).

Nous pouvions donc nous attendre à observer sur le nerf de Blatte, notamment, des effets opposés à ceux mis en évidence sur les nerfs myélinisés de Batracien : c'est effectivement ce que nous avons constaté.

2. — Action de l'anhydride carbonique sur le tissu nerveux d'Insecte.

Cette étude est faite successivement sur différents matériels en mesurant, pour divers taux de l'atmosphère en gaz carbonique, les variations de l'activité spontanée, de l'excitabilité, du potentiel de membrane et de l'amplitude du potentiel d'action.

A. — LA CHAÎNE GANGLIONNAIRE ABDOMINALE DE BLATTE (*PERIPLA-NETA AMERICANA*).

Elle a été choisie en raison de sa grande richesse en corps cellulaires et en synapses au niveau des ganglions. Ceux-ci peuvent être assimilés à des centres nerveux élémentaires. De ce fait, on peut s'attendre à une action du CO_2 , non pas inhibitrice, mais facilitatrice.

a) *Variation de l'activité spontanée.*

Sous l'effet du CO_2 pur : cette étude a été effectuée en utilisant la technique décrite p. 37 qui, en quelque sorte, intègre les potentiels d'action successifs. L'ordonnée du spot cathodique est alors proportionnelle au nombre des influx qui parcourent l'ensemble des fibres nerveuses par unité de temps. Autrement dit, l'ordonnée du spot cathodique mesure bien l'activité du nerf.

La chaîne ganglionnaire, une fois mise en place sur les électrodes, présente en général une légère activité spontanée, comme le montre la figure 19, tracé A.

Sous l'effet d'une atmosphère de CO_2 pur, le rythme des influx croît très rapidement jusqu'à un maximum (fig. 19, tracé

B). La courbe d'activité moyenne, représentée par le tracé inférieur, indique l'évolution continue du phénomène, qui passe par un maximum. En C, l'activité électrique a cessé. La courbe d'activité moyenne passe par un maximum. Le niveau est inférieur au niveau initial (A), car, au début de l'expérience, la préparation présentait une légère autorythmicité. On remplace alors le CO_2 par de l'air. Au bout de 10 sec., réapparaît une nette activité spontanée (D), qui croît peu à peu (E.). La courbe d'ac-

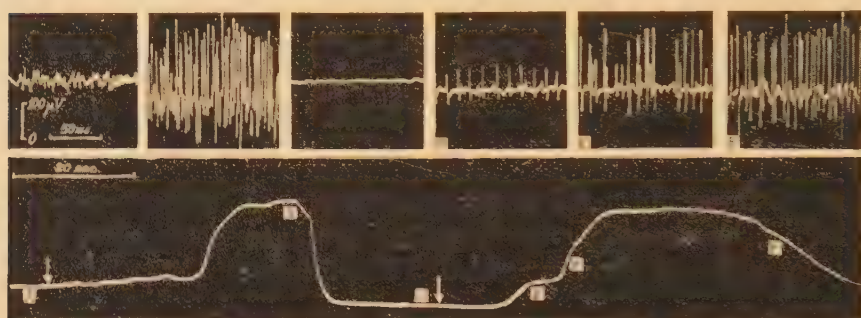


FIG. 19. — Action de l'anhydride carbonique pur sur l'activité spontanée de la chaîne ganglionnaire de Blatte.

Tracé inférieur : courbe d'activité moyenne obtenue par intégration des potentiels d'action à l'aide d'un dispositif électronique (la première flèche indique l'arrivée du CO_2 , la 2^e le retour à l'air).

Les tracés supérieurs (A à F) montrent l'activité spontanée à différents instants repérés sur la courbe inférieure par les lettres correspondantes.

On observe, avant la narcose complète, une période d'hyperactivité. Cette hyperactivité se manifeste aussi lors du retour à l'air.

tivité moyenne atteint, au bout de quelques secondes, une valeur très voisine de celle obtenue en B, puis décroît en même temps que diminuent le rythme et l'amplitude des potentiels d'action. 70 sec. après le retour dans l'air, le niveau de la courbe d'activité moyenne est sensiblement le même qu'au départ (A), et rend compte de la réversibilité totale du phénomène, que l'on peut reproduire plusieurs fois sur une même préparation.

Sous l'effet de CO_2 à 15 % : Dans ce cas également, une activité spontanée existe en atmosphère d'oxygène (fig. 20, tracé supérieur). Celle-ci croît considérablement une seconde après l'envoi de CO_2 à 15 % (2^e tracé). Puis, contrairement au cas précédent, l'augmentation de l'activité spontanée persiste aussi

longtemps que dure l'action de l'anhydride carbonique, après une légère diminution (3^e tracé). A la suite du retour en atmosphère d'oxygène, une nette activité spontanée subsiste (tracé inférieur).

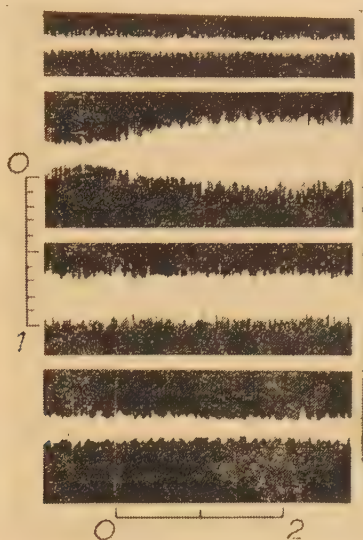


FIG. 20. — Chaîne ganglionnaire de Blatte : modification de l'activité spontanée sous l'effet de 15 % de CO_2 .

Tracé supérieur : activité spontanée en présence d'oxygène.

2^e tracé : augmentation de l'activité spontanée une seconde après que l'oxygène a été remplacé par le gaz carbonique.

3^e tracé : persistance d'une activité spontanée intense en présence de CO_2 .

Tracé inférieur : une légère activité spontanée subsiste après retour en atmosphère d' O_2 .

Echelle des amplitudes : 1 mV.

Echelle des temps : 2 sec.

Dans certains cas, pour 5 % de CO_2 , une autorythmicité plus importante a été constatée. Ceci est en accord avec les observations de ROEDER (1953).

b) Variation du seuil d'excitabilité.

Nous avons appliqué à la chaîne ganglionnaire des chocs liminaires et dressé des courbes traduisant, en fonction de la

durée de l'expérience, les variations du seuil sous l'influence de concentrations diverses en CO_2 .

Effet du CO_2 pur : La courbe représentée par la figure 21 traduit cet effet : le seuil qui, dans l'air, était stable, diminue brusquement puis, subitement, atteint une valeur infinie (la préparation est alors totalement inexcitable). Dès que le CO_2

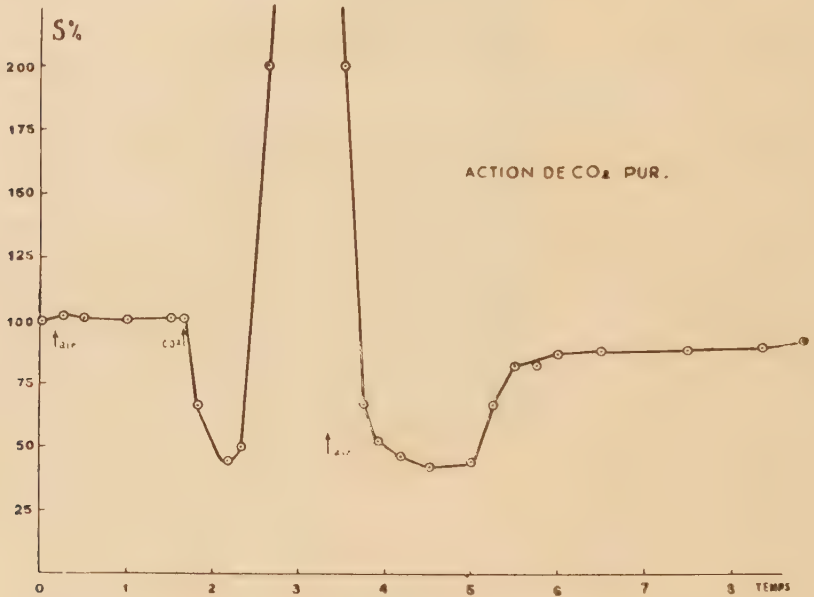


FIG. 21. — Action de l'anhydride carbonique pur sur le seuil d'excitation de la chaîne ganglionnaire de Blatte. Temps en minutes.

Après une baisse transitoire du seuil, le tissu devient inexcitable. Lors du retour à l'air, une phase d'hyperexcitabilité se manifeste également.

est remplacé par l'air, elle devient à nouveau excitable et présente même une hyperexcitabilité transitoire ; puis, peu à peu, le seuil reprend sensiblement la même valeur qu'au départ. Le phénomène est donc réversible comme précédemment.

Effet de 15 % de CO_2 : Au départ et en atmosphère d'oxygène, le seuil est stable (fig. 22). 15 % de CO_2 provoquent une chute brusque du seuil, comparable à celle obtenue avec du CO_2 pur. Puis le seuil remonte légèrement et se stabilise à une valeur très inférieure à celle du début. Le retour à l'oxygène pur ramène le seuil à sa valeur initiale.

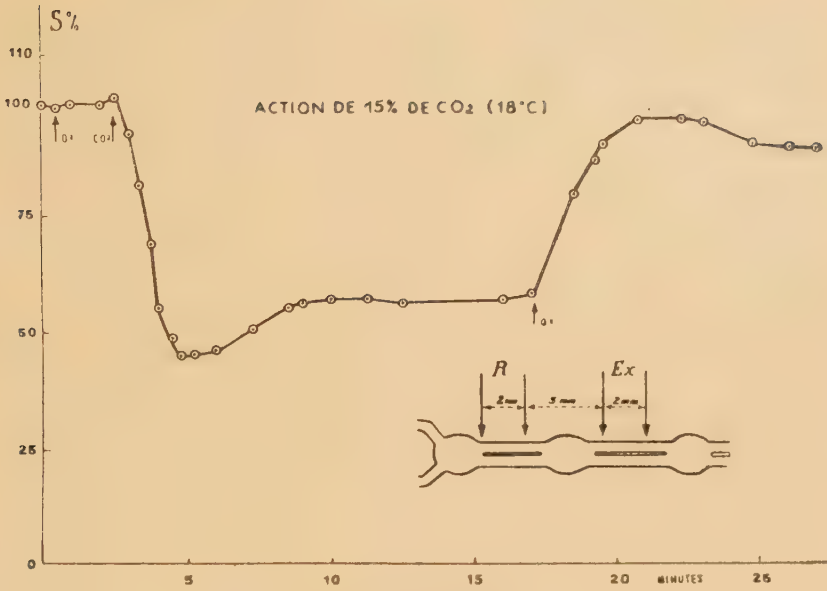


FIG. 22. — Chaîne ganglionnaire de Blatte. Action facilitatrice durable de l'anhydride carbonique à 15 %, se manifestant sur le seuil d'excitabilité.

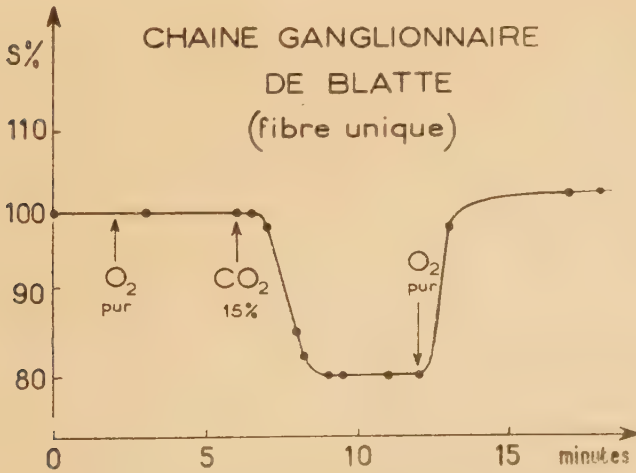


FIG. 23. — Action facilitatrice durable de 15 % de CO_2 sur le seuil d'excitabilité d'une fibre unique (chaîne ganglionnaire de Blatte).

Une telle augmentation de l'excitabilité s'observe aussi dans le cas de la *fibre géante*, en utilisant la technique nécessitée par l'emploi de microélectrodes, décrite page 28. Dans ces conditions, les corps cellulaires des fibres géantes sont intacts. Sous l'action de 15 % de CO_2 , la baisse des seuils est importante et durable : elle est de 20 % dans le cas de la figure 23. La réversibilité est totale.

Ainsi, il est possible de mettre en évidence, dans le cas de la chaîne ganglionnaire, deux effets successifs et opposés de l'anhydride carbonique à forte concentration. Le fait le plus frappant est l'existence d'un effet facilitateur durable sous l'action de 15 % d'anhydride carbonique, aussi bien pour la chaîne ganglionnaire que pour la fibre nerveuse. Donc, ces structures réagissent à l'opposé des fibres périphériques de Vertébrés.

c) VARIATIONS DU POTENTIEL DE MEMBRANE ET DU POTENTIEL D'ACTION

Les expériences précédentes ont montré la grande sensibilité du seuil d'excitation de la fibre nerveuse à l'anhydride carbonique. Il est intéressant de rechercher maintenant si les variations du seuil sont accompagnées ou non de modifications parallèles du potentiel de membrane et de l'amplitude du potentiel d'action.

Effet du CO_2 pur : Ce gaz provoque une diminution immédiate du potentiel de membrane et du potentiel d'action (fig. 24, 26). En 25 secondes, le potentiel de membrane passe de 68 à 55 mV. Simultanément, le potentiel d'action diminue peu à peu d'amplitude. Au bout de 28 secondes environ, il passe par un stade de dédoublement (fig. 25), auquel succèdent des potentiels d'action dont l'amplitude n'est plus que de 30 mV, environ, et disparaît totalement pour une valeur du potentiel de membrane de 55 mV. Le phénomène est entièrement réversible. Les trois figures présentées ont été obtenues au cours de la même alternance de composition gazeuse.

Effet de 15 % de CO_2 : Tandis qu'une baisse importante des seuils d'excitabilité est constatée, aucune modification décelable du potentiel de membrane ne peut être mise en évidence.

Des expériences ont été effectuées sur des chaînes ganglionnaires dont le 3^e ganglion thoracique et le 6^e ganglion abdominal avaient été préalablement sectionnés. Cette double section a

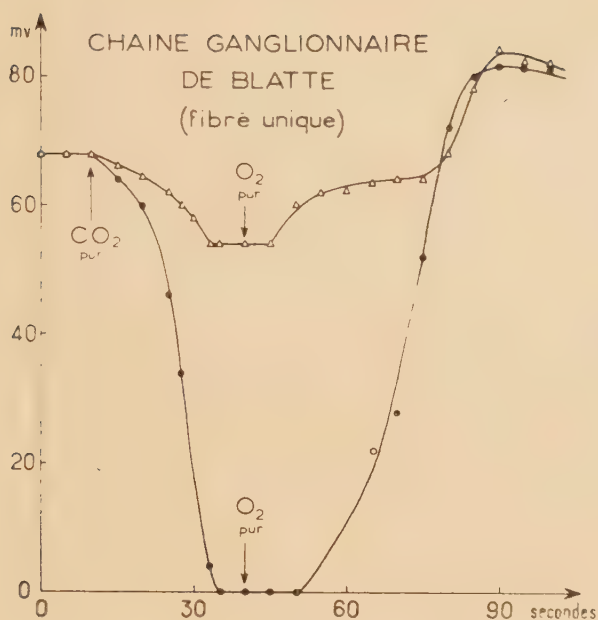


FIG. 24. — Action de l'anhydride carbonique pur sur une fibre unique de chaîne ganglionnaire de Blatte. On voit que, sous l'effet du CO_2 , le potentiel de membrane et le potentiel d'action diminuent. Ce dernier disparaît totalement lorsque le potentiel de membrane a diminué de 19 % (voir figure 26).

Triangles : évolution du potentiel de membrane.

Points : variation concomitante de l'amplitude des potentiels d'action.

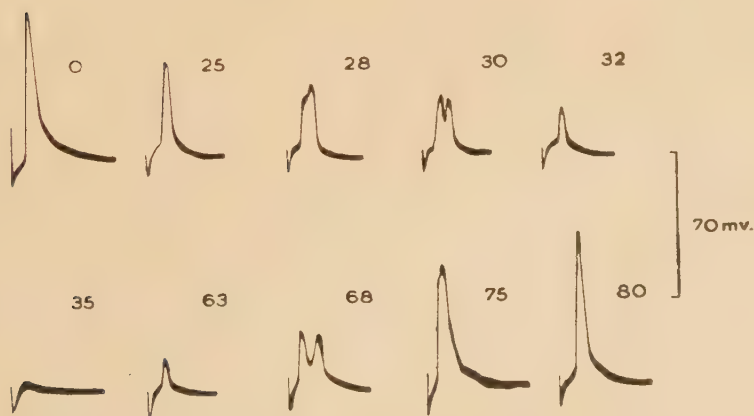


FIG. 25. — Fibre unique de Blatte : apparition de potentiels d'action dédoublés sous l'effet de l'anhydride carbonique pur et diminution progressive de leur amplitude.

Au temps 0, l'oxygène est remplacé par le CO_2 ; au temps 40, la préparation est à nouveau en présence d'oxygène.

Les tracés correspondent aux points noirs de la figure 24.

Ceci montre la parfaite réversibilité des effets narcotiques exercés par le CO_2 pur.

pour effet de séparer les fibres géantes : d'une part de leurs corps cellulaires, situés au niveau du 6^e ganglion abdominal, d'autre part des synapses qu'elles font au niveau du 3^e ganglion thoracique. Dans ces conditions, mais dans quelques cas seulement, une diminution du potentiel de membrane a été constatée sous l'effet du CO_2 à 15 %, ainsi qu'une montée des seuils d'excitabilité. Les potentiels d'action sont passés par un stade de dédoublement.

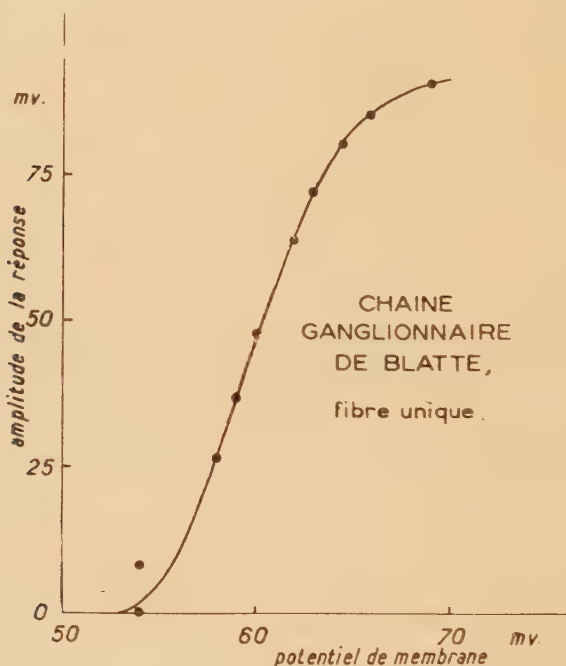


Fig. 26. — Graphique, établi d'après les courbes de la figure 24, traduisant les variations de l'amplitude de la réponse en fonction du potentiel de membrane sous l'effet de l'anhydride carbonique pur.

Ces derniers résultats sembleraient indiquer que les corps cellulaires favorisent l'effet facilitateur de faibles taux d'anhydride carbonique sur la fibre nerveuse. Vu l'importance que présenterait une telle constatation, il nous a paru indispensable de déterminer la sensibilité au CO_2 d'un nerf séparé des corps cellulaires de façon certaine : c'est dans ce but que nous nous sommes adressé, d'une part aux nerfs cerceaux d'une autre espèce de Blatte (*Blattella fusca*), d'autre part aux nerfs de la patte sauteuse de Criquet (*Locusta migratoria*).

B. — ACTION DE L'ANHYDRIDE CARBONIQUE SUR LE NERF CERCAL DE *BLABERA FUSCA*.

Les techniques de dissection et de conservation de ce nerf sensitif ont été décrites page 30.

Sous l'effet de l'anhydride carbonique pur, on observe une excitabilité totale succédant à une phase très brève et plus ou moins nette d'hyperexcitabilité. La réversibilité est satisfaisante.

Sous l'effet de 15 % de CO_2 : Au cours des premières expériences effectuées sur ce matériel délicat, une montée des seuils avait été enregistrée. Après avoir amélioré la technique de dissection assurant au nerf un meilleur état physiologique, des baisses du seuil d'excitabilité atteignant 20 % (cas de la fig. 27) ont été régulièrement constatées. D'autre part, dans certains cas, une activité spontanée a été observée.

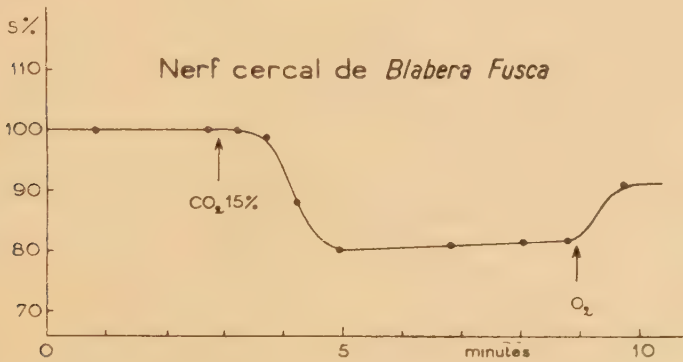


FIG. 27. — Nerf cercal de Blatte (*Blabera fusca*). Action facilitante de 15 % de CO_2 sur le seuil d'excitabilité.

L'action facilitante de l'anhydride carbonique semble donc se manifester également sur les fibres nerveuses séparées de leurs corps cellulaires. De façon à étayer cette constatation, nous nous sommes adressé également au nerf périphérique de Criquet.

C. — ACTION DE L'ANHYDRIDE CARBONIQUE A 15 % SUR LES NERFS DE LA PATTE POSTÉRIEURE DE CRIQUET.

Avant d'aborder cette étude, il était nécessaire de déterminer les réactions de la chaîne ganglionnaire de cet Insecte

au CO_2 : ce gaz, même à la concentration de 5 %, provoque une augmentation très accusée de l'excitabilité, qui atteint 30 % dans le cas de la figure 28. Les chaînes ganglionnaires de Blatte, de Criquet se comportent donc, qualitativement tout au moins, de la même façon vis-à-vis de l'anhydride carbonique.

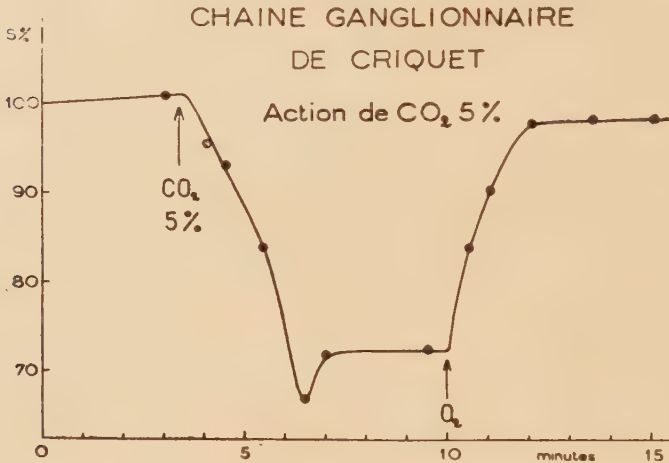


FIG. 28. — Chaîne ganglionnaire de Criquet ; action facilitatrice durable de l'anhydride carbonique à 5 % sur le seuil d'excitabilité.

On peut s'attendre à obtenir, dans le cas du nerf périphérique de Criquet, des effets du CO_2 analogues à ceux constatés dans le cas du nerf cercal de Blatte.

Le nerf de Criquet, stimulé électriquement, donne une réponse constituée de deux ondes : une onde rapide et ample, correspondant vraisemblablement aux fibres de grand diamètre ; une onde lente, plus étalée, correspondant aux fibres de petit diamètre.

Sous l'action de 15 % de CO_2 , apparaît une *activité spontanée* importante, dont l'amplitude dépasse 400 μ V., et dont la fréquence est de l'ordre de 20/sec. (fig. 29).

En présence de 5 % de CO_2 , l'évolution du seuil d'excitabilité est complexe. En effet, comme le montre le graphique de la figure 30, le groupe des fibres rapides (groupe A) réagit par une baisse très marquée des seuils (tracé A), tandis que le

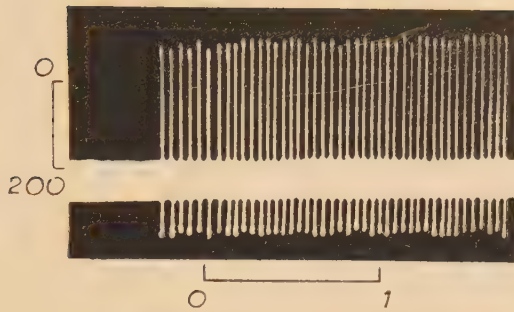


FIG. 29. — Activité spontanée du nerf isolé de la patte sauteuse de Criquet sous l'effet de CO_2 15 %.

Echelle des temps : 1 sec. — Echelle des amplitudes : 200 μ V.

NERF CRURAL de la PATTE SAUTEUSE
de LOCUSTA

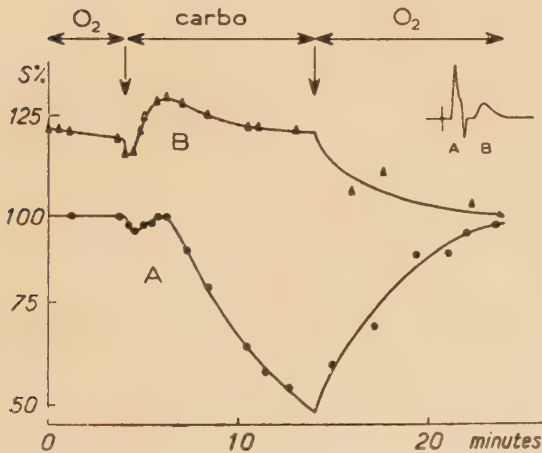


FIG. 30. — Dualité de l'action de l'anhydride carbonique à 5 % sur le nerf crural de Criquet. Ce nerf comporte des fibres de rapidité inégale. Leurs potentiels d'action respectifs sont figurés à droite. Le groupe des fibres rapides (A) est facilité par le CO_2 (tracé A) ; par contre, les fibres lentes (B), sont inhibées par le CO_2 (tracé B).

groupe des fibres lentes (groupe B) réagit par une montée des seuils (tracé B). Nous avons là un matériel qui contient des éléments réagissant de façon opposée au CO_2 , les uns comme les nerfs périphériques de Vertébrés, les autres comme les centres nerveux des Vertébrés et la plupart des tissus nerveux d'Insectes que nous avons étudiés.

3. — Etude de quelques facteurs modifiant l'action de l'anhydride carbonique sur le tissu nerveux isolé.

Au cours du rappel des données relatives à l'action du CO_2 , nous avons constaté qu'il semble exister un rapport entre métabolisme intense et potentiel de membrane élevé d'une part, et une action facilitatrice de l'anhydride carbonique d'autre part. Cela paraît se vérifier dans le cas des Insectes.

Il est logique de supposer que, si l'on parvient à diminuer le potentiel de membrane ou le métabolisme du tissu nerveux d'Insecte, l'action de l'anhydride carbonique doit être inversée. C'est dans ce but que nous avons effectué les expériences qui vont être décrites maintenant :

A. — ACTION D'UN LIQUIDE PHYSIOLOGIQUE ENRICHÉ EN POTASSIUM.

Lorsqu'on augmente la concentration des ions potassium dans le milieu environnant un tissu nerveux, le potentiel de membrane diminue. Ceci est une donnée classique. Nous avons donc cherché à voir si l'effet du gaz carbonique ne se trouvait pas inversé lorsque le potentiel de membrane est abaissé.

Une chaîne ganglionnaire de Blatte est prélevée sur un animal en bon état physiologique. Aussitôt après la dissection, elle est immergée dans un Ringer normal glucosé. Elle est placée sur les électrodes et les seuils d'excitation sont déterminés à l'aide d'un stimulus électrique bref en atmosphère d'oxygène. Puis la chaîne est soumise à l'action d'un mélange gazeux comportant 85 % d' O_2 et 15 % de CO_2 . On observe alors (fig. 31, tracé A), la baisse habituelle des seuils, puis leur stabilisation. Le retour à l'oxygène pur ramène le seuil à sa valeur initiale.

La chaîne ganglionnaire est alors immergée durant 35 minutes dans une solution de Ringer contenant 5 fois plus de potassium que le Ringer normal, puis replacée sur les élec-

trodes : les seuils ont baissé considérablement (fig. 31, tracé B), par suite de l'effet dépolarisant du potassium.

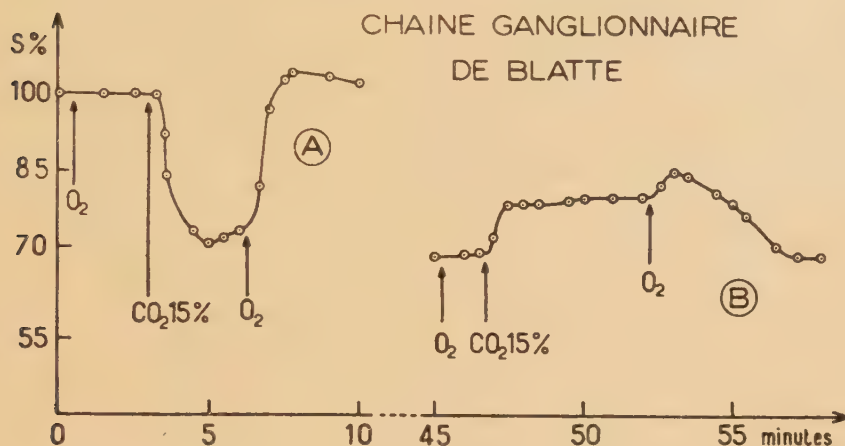


FIG. 31.

Courbe A : Action facilitatrice de 15 % de CO₂ sur une chaîne ganglionnaire isolée de Blatte, conservée dans un Ringer normal glucosé.

Courbe B : Action inhibitrice exercée par le même mélange gazeux sur la chaîne ganglionnaire précédente, immergée pendant 35 minutes dans un Ringer glucosé contenant 5 fois plus de potassium que le Ringer normal.

Une atmosphère contenant 15 % d'anhydride carbonique provoque une montée très nette des seuils, puis une stabilisation. Lors du retour en atmosphère d'oxygène pur, le seuil reprend sa valeur initiale après un ressaut assez accusé. Ainsi, la baisse artificielle du potentiel de membrane provoque une inversion de l'action du gaz carbonique ; on retrouve alors les effets de ce gaz sur les nerfs périphériques de Vertébrés.

B. — ACTION DE L'ANHYDRIDE CARBONIQUE SUR UNE CHAINE GANGLIONNAIRE PROVENANT D'UNE BLATTE MAINTENUE EN ÉTAT D'INANITION.

Puisque le potentiel de membrane paraît lié à l'intensité du métabolisme, nous nous sommes proposé de réduire le métabolisme de la chaîne ganglionnaire de Blatte pour voir si de tels tissus ne réagiraient pas au gaz carbonique d'une façon

différente. Pour diminuer le métabolisme, nous avons mis nos Insectes en état d'inanition. Ils ne présentaient pas, lorsqu'on les plaçait dans une atmosphère de 10 % de CO_2 , l'hyperactivité caractéristique des individus normaux. Leur chaîne nerveuse, soumise à 5 % de CO_2 , manifeste non pas une baisse des seuils, comme les chaînes issues d'animaux normaux, mais bien une montée des seuils, rapide et accentuée, suivie d'une baisse jusqu'à une valeur supérieure à la valeur initiale (fig. 32). Le retour à l'oxygène se traduit par une élévation des seuils (par-

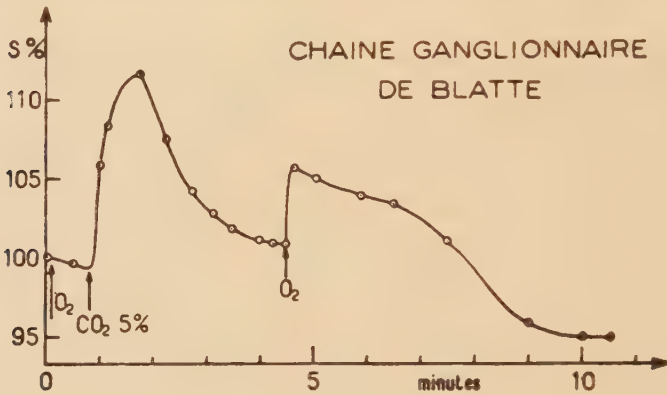


FIG. 32. — Action inhibitrice de 5 % de CO_2 sur une chaîne ganglionnaire prélevée sur animal en mauvais état physiologique, conservée dans un Ringer normal glucosé.

fois supérieure à celle enregistrée sous l'action du CO_2), puis par une baisse ultérieure des seuils en général assez lente, qui ramène ceux-ci à un niveau souvent plus bas que le niveau initial.

Ainsi, les nerfs d'Insectes en état d'inanition, c'est-à-dire dont le métabolisme est certainement réduit, se comportent comme des nerfs périphériques de Vertébrés, dont le métabolisme est normalement très faible.

Dans le même ordre d'idées, nous avons étudié des chaînes ganglionnaires provenant d'Insectes en bon état, mais nous avons utilisé un Ringer dépourvu de glucose, de façon à diminuer également le métabolisme.

C. — ACTION DE L'ANHYDRIDE CARBONIQUE SUR LA CHAÎNE GANGLIONNAIRE D'UNE BLATTE EN BON ÉTAT PHYSIOLOGIQUE, CONSERVÉE DANS UN RINGER DÉPOURVU DE GLUCOSE.

On observe également, dans ce cas, une montée des seuils avec 5 % de CO_2 (fig. 33). Quelquefois, ils diminuent un peu

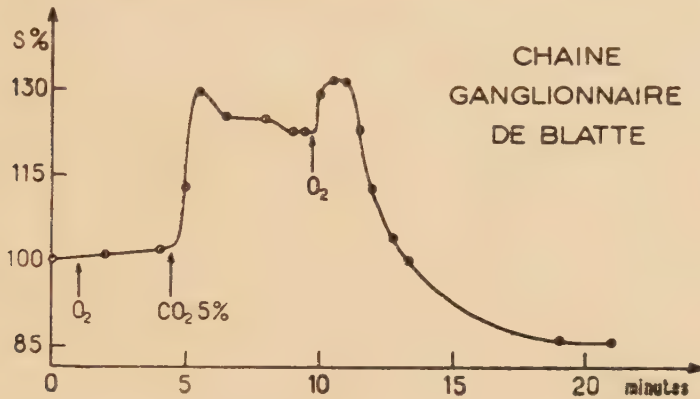


FIG. 33. — Action inhibitrice de 5 % de CO_2 sur une chaîne ganglionnaire prélevée sur une Blatte en bon état physiologique, mais conservée dans un Ringer dépourvu de glucose.

avant de se stabiliser. Lors du retour dans l'oxygène, il y a en général, comme dans le cas précédent, un rebondissement accusé, mais moins durable.

4. — Discussion.

Le CO_2 à faible concentration exerce sur le tissu nerveux de Batracien et de Mammifère un effet inhibiteur ; ce n'est qu'exceptionnellement que, dans le cas des Crustacés, une action facilitatrice a été constatée (LAVIGNE et CORABOEUF, 1955).

Les expériences précédentes montrent que l'anhydride carbonique a, au contraire, une action facilitatrice sur le tissu nerveux d'Insecte. Cette action facilitatrice est transitoire dans le cas du CO_2 pur, durable pour des concentrations comprises entre 5 et 20 %.

Elle se manifeste :

— par un accroissement de l'activité spontanée, important dans le cas de la chaîne ganglionnaire de Blatte et de Criquet, moindre dans le cas des nerfs périphériques ;

— par une nette augmentation de l'excitabilité, non seulement dans le cas de la chaîne ganglionnaire, mais aussi dans celui du nerf périphérique et de la fibre. Cette action facilitatrice du CO_2 semble moins importante, cependant, lorsque les fibres ont été séparées de leurs corps cellulaires.

Ainsi, les fibres d'Insectes se distinguent des nerfs périphériques de Vertébrés par un comportement tout différent vis-à-vis de l'anhydride carbonique. Alors que ces derniers voient leur potentiel de membrane augmenter sous l'effet de ce gaz, à faible concentration, les nerfs d'Insectes ne montrent pas de variation appréciable du potentiel de membrane.

Le potentiel d'action ne subit pas non plus de modifications sensibles.

Toutefois, nous avons observé une baisse importante du potentiel de membrane, mais seulement avec du gaz carbonique pur. Ceci est un effet narcotique d'ailleurs réversible.

Les potentiels d'action de faible amplitude recueillis dans ce cas passent par un stade de dédoublement caractéristique déjà observé sur le soma géant d'Aplysie par TAUC, sur le muscle de Grenouille par BENOIT et CORABOEUF (1955), sur la fibre nerveuse de Grenouille par WOODBURY (1952).

Il est toutefois possible de constater un comportement de la chaîne ganglionnaire de Blatte vis-à-vis du gaz carbonique en tout point semblable à celui que manifestent les nerfs périphériques de Vertébrés à l'endroit de ce gaz. Pour cela, il faut se placer dans des conditions expérimentales où, soit le métabolisme, soit le potentiel de membrane, sont réduits. Il suffit de placer la chaîne ganglionnaire de Blatte en milieu dépourvu de glucose ou d'étudier une chaîne ganglionnaire provenant d'un Insecte en état prononcé d'inanition. Pour réduire le potentiel de membrane, le moyen le plus simple est de placer la chaîne ganglionnaire en milieu riche en potassium.

Dans ces conditions, le gaz carbonique inhibe la chaîne ganglionnaire, qui se comporte alors comme un nerf de Vertébré.

Un fait important est que certaines fibres nerveuses d'Insectes, du Criquet notamment, sont inhibées par le gaz carbonique, d'autres devenant plus excitables sous l'effet de ce gaz. Cette différence est-elle due à une différence fonctionnelle pro-

pre ? Nos expériences ne permettent pas de répondre définitivement à cette question.

De toute manière, se trouve soulevé le problème de la distinction des effets spécifiques du gaz carbonique et de ceux qui résultent des variations de pH qu'il provoque. Il faut remarquer à ce sujet que, comme l'a montré CORABOEUF (1953) dans le cas des nerfs de Grenouille et de Crabe, l'action spécifique du gaz carbonique est importante par rapport aux faibles effets provoqués par des variations de pH de plusieurs unités. Ceci a été vérifié depuis par STRAUB (1956) sur la fibre myélinisée unique de Grenouille. Il est très vraisemblable qu'il en est de même dans le cas du nerf d'Insecte.

La détermination des effets du gaz carbonique à pH constant introduit une complication inévitable : elle nécessite l'addition d'ions bicarbonate au liquide physiologique. Or BENOIT, ETZENSPERGER et AUDIBERT (1954) ont montré que ces ions ont par eux-mêmes une action notable sur le fonctionnement de la fibre musculaire striée de Grenouille.

L'étude comparative des effets spécifiques du gaz carbonique et de ceux dus à la baisse de pH qu'il cause, pose donc de nombreux problèmes, que nous n'aborderons pas ici.

IV. — Action de la température.

Cette étude n'a pas encore été entreprise dans le cas du nerf d'Insecte. La détermination simultanée des variations de l'amplitude du potentiel de membrane, des caractéristiques du potentiel d'action et de l'excitabilité de la fibre nerveuse en fonction de la température présente un intérêt certain, comme le montrent les résultats obtenus sur les nerfs des Vertébrés et résumés ci-après :

1. — Résumé des travaux effectués sur les nerfs de Batraciens.

Les variations du seuil d'excitabilité du nerf sciatique de Grenouille sous l'effet de la température ont été beaucoup étudiées. Nous bornant à quelques travaux parmi les plus récents, citons notamment ceux de BREMER et TITECA (1946), LEGOUX et THIEULIN (1951 b), LEGOUX (1955), LAGET (1956).

D'après ces auteurs, le seuil d'excitabilité reste stable ou diminue, tandis que la température s'élève à partir de 5°. A partir de 16°, dans le cas de *Rana esculenta*, de 20 à 25° pour *Rana temporaria*, le seuil d'excitabilité augmente jusqu'à des températures de 35° environ dans le premier cas, de 43° dans le deuxième cas. Pour des températures plus élevées, les tissus subissent des lésions irréversibles.

D'après BREMER et TITECA (1946), le potentiel de membrane ne varie à peu près pas de 5 à 16° pour *Rana esculenta* ; il augmente légèrement de 5 à 25° pour *Rana temporaria*. Au-delà, il diminue progressivement jusqu'à la température mortelle.

Ces résultats semblent indiquer qu'il existe une relation entre les variations du potentiel de membrane et celles de l'excitabilité sous l'effet des variations de température.

Une telle relation a pu être établie au laboratoire par OTSUKA, dans le cas d'un nerf de Grenouille soumis à des concentrations variées en potassium. JENERICK et GÉRARD (1953) l'avaient également trouvée dans le cas de la fibre musculaire de Grenouille en étudiant notamment les effets du potassium et de la température.

2. — Technique.

Les températures ont été mesurées, soit par la variation d'une résistance spéciale (« thermistance »), très sensible aux variations de température, soit à l'aide d'un thermomètre à mercure d'inertie thermique très faible (type grain de blé) ; la « thermistance » ou le thermomètre étaient disposés aussi près que possible de la cathode excitatrice.

Des variations de température ont été appliquées soit à l'ensemble du nerf, soit en un point de celui-ci.

a) VARIATIONS DE TEMPÉRATURE APPLIQUÉES A LA CHAÎNE GANGLIONNAIRE ENTIÈRE.

Une cuve à parois latérales et inférieure minces a été réalisée ; elle contenait deux paires d'électrodes d'argent chloruré, une thermistance. La cuve comportait un ajutage permettant l'arrivée d'un mélange gazeux déterminé ; elle était immergée

dans une enceinte à température convenable. De plus, le courant gazeux traversant la cuve était saturé d'humidité à la température étudiée, ce qui contribuait à uniformiser la température interne de la cuve.

b) VARIATIONS LOCALES DE TEMPÉRATURE APPLIQUÉES A LA CHAÎNE GANGLIONNAIRE DE BLATTE.

Une aiguille à injection argentée extérieurement, puis chlorurée, tient lieu de cathode excitatrice. Elle est parcourue par un courant liquide à la température choisie.

c) VARIATIONS LOCALES DE TEMPÉRATURE APPLIQUÉES AU NERF DE LA PATTE SAUTEUSE DE CRIQUET.

La faible longueur du nerf et sa fragilité obligent à renoncer à l'usage de l'aiguille électrode. Pour ces raisons, nous avons utilisé la même cuve que celle décrite page 34 et figure 7 : un courant continu de Ringer à température voulue circule à l'intérieur de la cathode excitatrice. Le nerf se trouve, à ce niveau, directement en contact avec le liquide.

d) VARIATIONS DE TEMPÉRATURE APPLIQUÉES A LA CHAÎNE GANGLIONNAIRE DE BLATTE ÉTUDIÉE A L'AIDE DE MICROÉLECTRODES INTERNES.

La cuve étanche et à parois minces, qui contient la préparation, plonge dans un bain-marie à température réglable ; elle est traversée par un courant continu de liquide physiologique, qui a circulé dans un serpentin immergé dans le bain-marie.

3. — Résultats.

Les effets de la température ont été étudiés, d'une part sur le potentiel de membrane et les caractéristiques du potentiel d'action, d'autre part sur l'excitabilité. L'influence du milieu ionique et de l'atmosphère gazeuse a été également considérée :

a) *Variations du potentiel de membrane dans le cas de la fibre géante de Blatte.*

Sous l'effet d'une élévation de température, le potentiel de membrane augmente peu à peu depuis 18° jusque vers 30° : il

passé de 67 mV. à 88 mV. dans le cas de la figure 34. Au-dessus de cette température, le tissu a tendance à se dépolariser, ce qui explique la légère diminution du potentiel de membrane lors du retour à la température initiale.

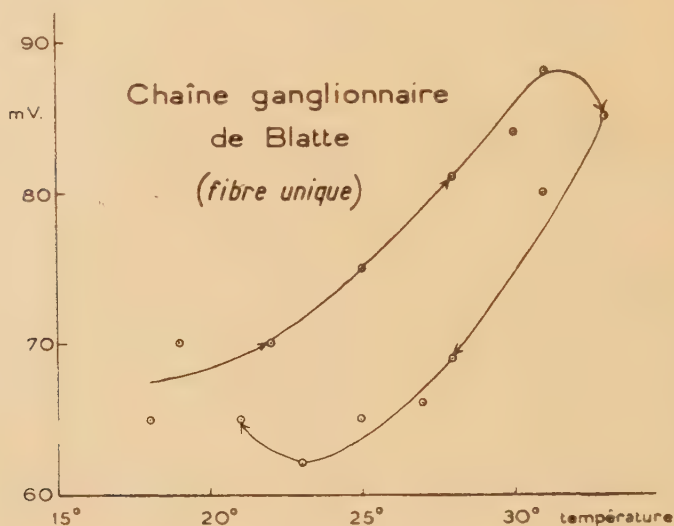


FIG. 34. — Action de températures élevées sur le potentiel de membrane d'une fibre de Blatte. Celui-ci s'élève en même temps que la température augmente.

Au cours d'une autre expérience typique, les variations du potentiel de membrane ont été étudiées entre 34° et 10° sur une même chaîne ganglionnaire : sur une fibre entre 20° et 10° ; sur une autre fibre entre 20° et 34°. Comme dans l'expérience précédente, le potentiel de membrane diminue progressivement à mesure que la température s'abaisse. Etant données les conditions expérimentales (deux fibres testées successivement), on ne peut affirmer, comme le laissaient supposer les courbes de la figure 35, que la pente de dépolarisation sous l'effet de l'abaissement de température est plus grande entre 20° et 34° qu'entre 20° et 10°. Le potentiel de membrane des fibres étudiées était particulièrement élevé à la température normale (18°). C'est sans doute la raison pour laquelle des variations de température aussi amples ont été supportées par le tissu.

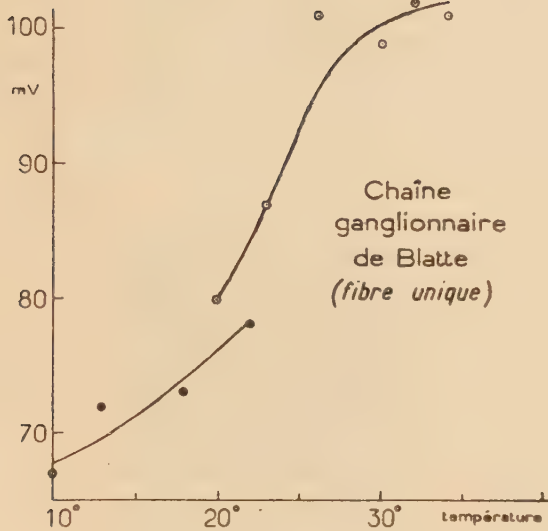


FIG. 35. — Variation du potentiel de membrane en fonction de la température, déterminée successivement sur 2 fibres d'une même chaîne ganglionnaire de Blatte.

b) *Modification de la durée du potentiel d'action.*

Cette durée diminue à mesure que la température s'élève, comme le montrent les tracés des figures 36 et 37. Cette durée est de 2,5 msec. à 11°, de 2 msec. à 15°, de 1,4 msec. à 20°, de 1 msec. à 30°.

c) *Modification de la forme et de la durée du potentiel consécutif.*

Comme nous l'avons signalé page 42, le potentiel consécutif présente, pour une même température, une grande variabilité d'aspect suivant les préparations.

Le tracé supérieur de la figure 36 représente, pour une température de 20°, un potentiel d'action dont le potentiel consécutif est nettement positif.

Dans un autre cas, le potentiel consécutif obtenu à 21° (fig. 37) présentait une négativité très nette. Cependant, dans les deux cas, une élévation de la température donne lieu à l'apparition d'un potentiel consécutif négatif.

-- dans le cas de la figure 36, le potentiel consécutif, positif à 20°, devient nettement négatif à 30°.

-- dans le cas de la figure 37, le potentiel consécutif, positif à 11°, s'inverse vers 15°, puis devient très négatif à 21° et ne subit que peu de changements jusqu'à 30°.

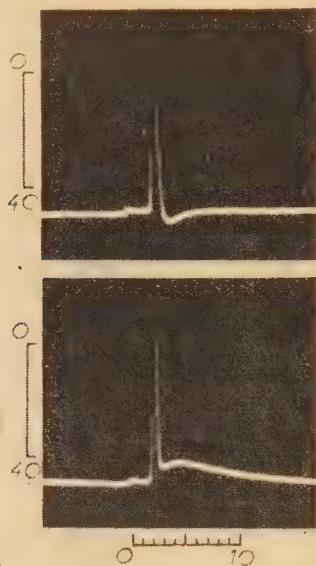


FIG. 36. — Fibre unique de Blatte ; modification de la durée du potentiel d'action et du potentiel consécutif sous l'effet d'une élévation de température.

Le potentiel consécutif, positif à la température ordinaire (20°, en haut), devient fortement négatif à 30° (en bas).

Echelle des temps en millisecondes.

Echelle des amplitudes en millivolts.

De plus, à mesure que la température s'élève, le potentiel consécutif apparaît de plus en plus tôt : à 30° il semble prendre naissance en même temps que le début de la phase brève du potentiel d'action. Sa durée, qui est de 25 msec. à 15°, atteint 35 msec. à 32° (fig. 37). Les changements de signe du potentiel consécutif sous l'effet des variations de température traduisent donc la complexité des systèmes biochimiques du tissu.

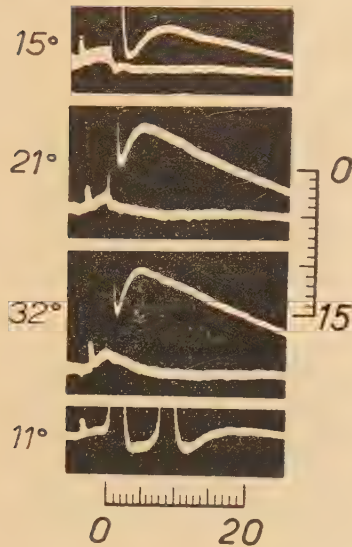


FIG. 37. — Fibre unique de Blatte ; modification du potentiel consécutif sous l'effet d'une variation de température.

La fibre a été progressivement chauffée, de 15° à 32°, puis refroidie jusqu'à 11° (tracé inférieur) ; elle présente alors une réponse double résultant de la dépolarisation provoquée par les échauffements précédents.

L'amplification est telle que la phase brève du potentiel d'action dépasse le cadre de chaque tracé.

Dans chaque tracé, sauf celui du bas, la ligne inférieure traduit le décours de l'artefact de stimulation pour un stimulus juste infraliminaire.

— L'échelle des temps représente 20 millisecondes.

— L'échelle des amplitudes représente 15 millivolts.

d) *Tendance à l'autorythmicité après plusieurs alternances de température.*

En général, lors du refroidissement de la préparation, des réponses multiples apparaissent (deux puis trois), à la suite d'une seule stimulation. Dans un cas, nous avons observé des potentiels d'action dédoublés donnant ensuite naissance à une activité spontanée, dont le rythme était de 100/seconde, et l'amplitude de 36 mV. environ (fig. 38).

Ainsi, les alternances de température favorisent l'apparition de l'activité spontanée. La chaîne ganglionnaire de Blatte se comporte alors comme un nerf myélinisé de Batracien soumis à des sels décalcifiants (MONNIER et COPPÉE, 1938, 1939).

Sur l'un et l'autre matériel, les variations de température sont plus efficaces pour déclencher l'activité électrique qu'une température stable quelconque.

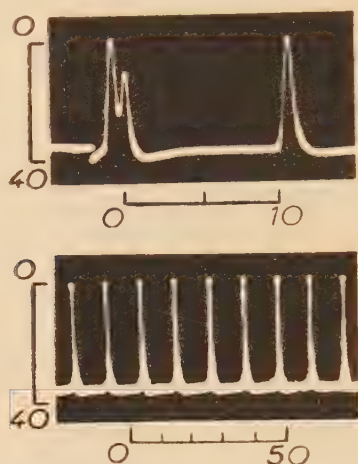


FIG. 38. — Fibre unique de Blatte vers 18°, après trois alternances de température entre 18 et 30°.

Réponse double lors d'une seule stimulation (le premier potentiel d'action est dédoublé), tracé supérieur, à laquelle succède une activité spontanée (tracé inférieur).

Echelle des temps en millisecondes.

Echelle des amplitudes en millivolts.

e) VARIATIONS DU SEUIL D'EXCITABILITÉ.

Variations obtenues en modifiant la température de la chaîne ganglionnaire dans son ensemble.

Action de températures élevées : tandis que la température augmente, les seuils d'excitabilité croissent : dans le cas de la figure 39, cet accroissement a été d'environ 25 % pour une élévation de température de 10°. La réversibilité est satisfaisante, à condition que la température de 30° ne soit pas dépassée. Au-dessus de 30°, l'excitabilité cesse brusquement et la réversibilité n'est totale que dans de rares cas.

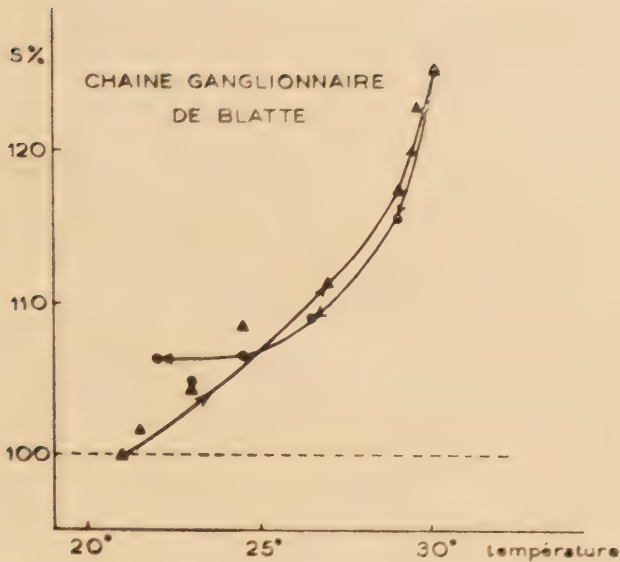


Fig. 39. — Action de températures élevées sur le seuil d'excitabilité de la chaîne ganglionnaire de Blatte. On observe une élévation réversible des seuils.

Triangles : trajet aller. — *Cercles* : trajet retour.

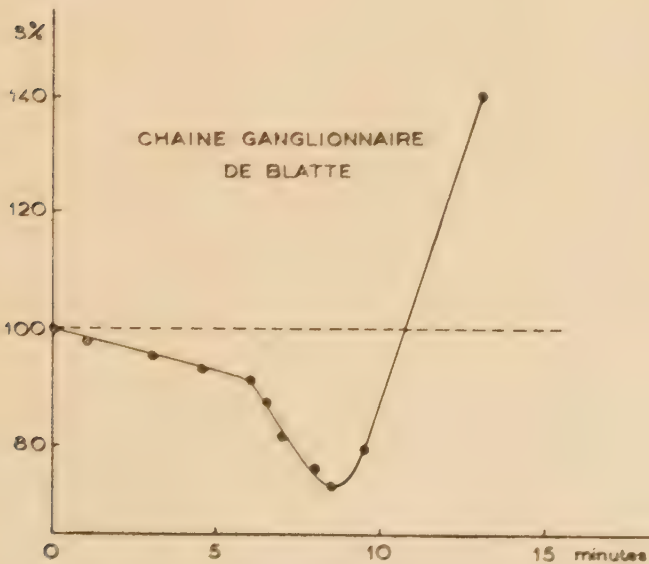


Fig. 40. — Action de températures basses sur la chaîne ganglionnaire de Blatte. Une température de 10° abaisse d'abord le seuil, puis une inexcitabilité le plus souvent irréversible s'installe au bout d'une quinzaine de minutes.

Action de températures basses : Une chaîne ganglionnaire soumise à une température de 10° réagit tout d'abord par une facilitation qui, au bout de 6 minutes environ, s'accroît brusquement. Cet accroissement brusque est de courte durée. En effet, après 9 minutes, une phase d'inhibition, puis une phase d'inexcitabilité totale lui font suite de façon irréversible (fig. 40). Cette inhibition est réversible si on ne descend pas au-dessous de 13° .

Variations obtenues par action locale de la température :

Sur la chaîne ganglionnaire de Blatte : les résultats sont tout à fait comparables à ceux obtenus par la méthode précé-

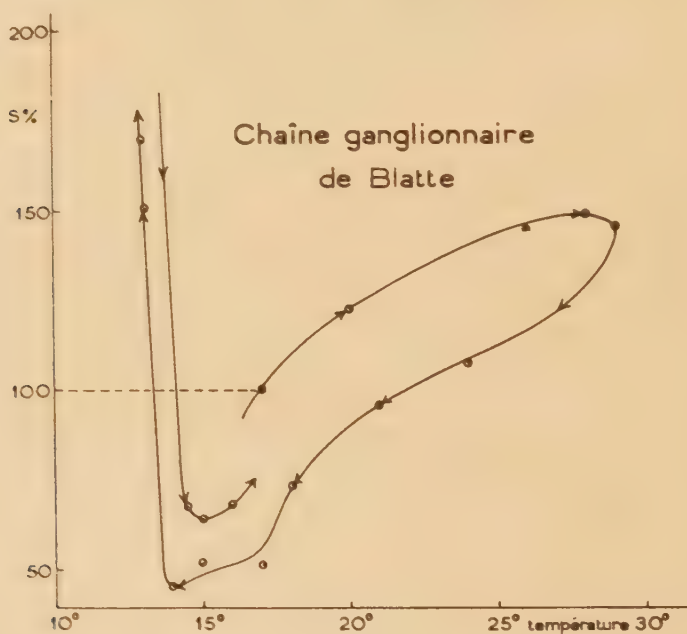


FIG. 41. — Action de la température sur la chaîne ganglionnaire de Blatte. Les variations de température sont appliquées à la cathode excitatrice.

Le seuil s'élève lorsque la température augmente, sauf pour les températures basses (10 à 15°) où la relation est inversée (bloc par le froid). Existence d'un phénomène d'hystérésis.

dente : au cours de l'expérience résumée par le graphique de la figure 41, la température de 30° n'a pas été atteinte de façon à ce que la réversibilité soit satisfaisante. Ici encore, aux envi-

rons de 13°, le tissu manifeste très rapidement une inexcitabilité totale. Celle-ci réapparaît à la même vitesse, lors du réchauffement ; la réversibilité est presque totale.

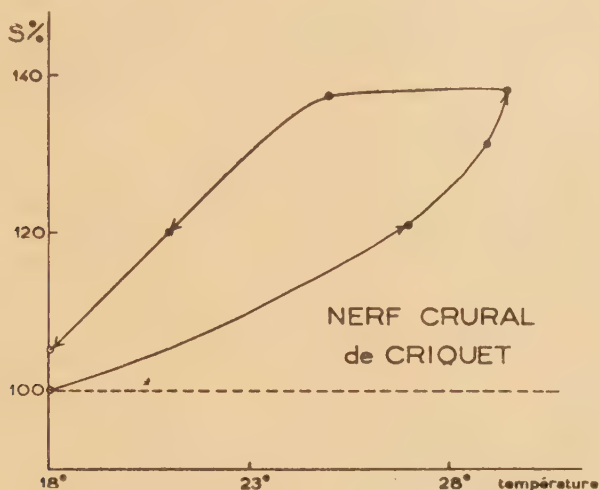


FIG. 42. — Même étude que précédemment sur le nerf crural de la patte sauteuse de Cricquet. On s'est limité à l'action de températures supérieures à 18° (thermode liquide comme cathode).

Sur le nerf de la patte sauteuse de Cricquet : Son comportement vis-à-vis des températures élevées est tout à fait analogue à celui de la chaîne ganglionnaire (fig. 42).

f) *Effets de températures basses sur le seuil d'excitabilité d'une chaîne ganglionnaire de Blatte conservée dans un liquide physiologique contenant trois fois plus de calcium que le Ringer normal.*

Les variations de température ont été appliquées à la cathode excitatrice.

Dans ces conditions, la température minima au-dessous de laquelle l'excitabilité cesse est considérablement abaissée, de 13° à 7° environ dans le cas de la figure 43. La réversibilité est satisfaisante. Notons que le même effet a été observé sur le nerf de Mammifère par LUNDBERG et LAGET (1949).

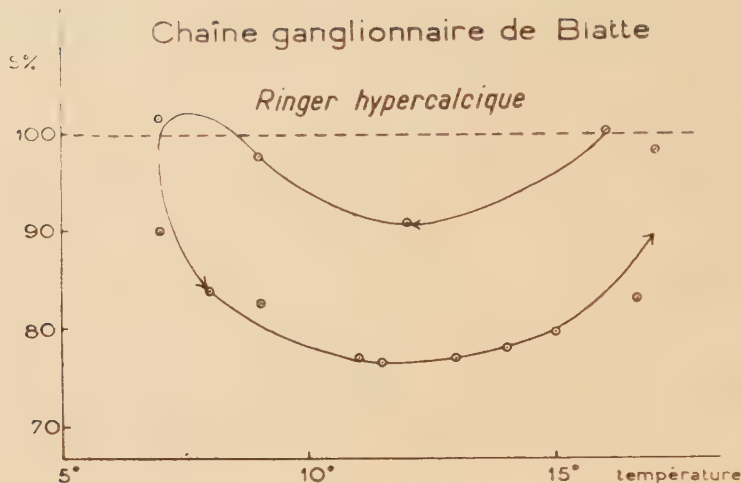


FIG. 43. — Action de la température sur une chaîne ganglionnaire de Blatte conservée dans un liquide physiologique contenant trois fois plus de calcium que le Ringer normal (technique de la thermode). Dans ces conditions, les éléments nerveux fonctionnent à des températures plus basses.

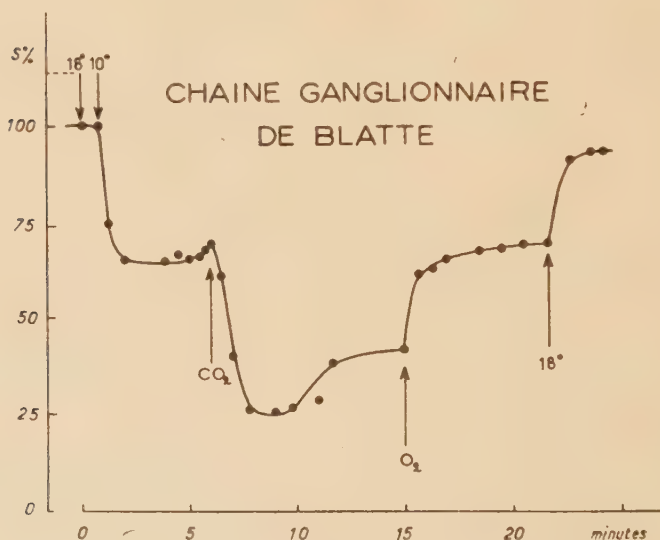


FIG. 44. — Action de 15 % de CO_2 sur une chaîne ganglionnaire de Blatte conservée dans un Ringer normal, refroidie à 10°. L'effet facilitateur du mélange carbonique est conservé.

g) *Action simultanée de l'anhydride carbonique à 15 % et de la température sur les seuils d'excitabilité de la chaîne ganglionnaire de Blatte.*

Une chaîne ganglionnaire est d'abord soumise en atmosphère d'oxygène à une température de 10° : cette température, exceptionnellement, n'a pas provoqué l'arrêt de l'excitabilité, mais une augmentation durable de celle-ci. Six minutes après, l'oxygène est alors remplacé par l'anhydride carbonique à 15 %.

Ce mélange gazeux fait apparaître une nouvelle augmentation de l'excitabilité (fig. 44). Ces deux effets successifs sont parfaitement distincts et réversibles. Par contre, à température élevée, l'action du CO₂, facilitatrice au départ, tend peu à peu à s'inverser.

4. — Discussion.

Les effets de la température décrits dans le cas de la fibre nerveuse d'Insecte suscitent les remarques suivantes :

a) *La valeur du potentiel de membrane* de la fibre géante augmente de façon à peu près régulière à mesure que la température s'élève. Sa valeur maximum est atteinte vers 30°. Cette température ne diffère que de quelques degrés de la température toxique, qui entraîne une lésion irréversible. En effet, une fibre maintenue pendant quelques minutes à 34° manifeste une diminution nette de son potentiel de membrane.

Par contre, les expériences effectuées par HODGKIN et KATZ (1949 b) sur l'axone géant de la Seiche, ont montré que le potentiel de membrane garde une valeur constante entre 0° et 20°, puis décroît peu à peu : à 38°, il a diminué de 25 %. Chez les Batraciens et les Mammifères, la valeur du potentiel de membrane du nerf passe par un maximum qui se situe vers 16° dans le cas de *Rana esculenta* (BREMER et TITECA, 1946), vers 37° dans le cas des racines motrices du Chat (LUNDBERG et LAGET, 1949).

Ainsi, contrairement aux nerfs de Seiche et de Vertébrés, l'optimum thermique pour le tissu nerveux d'Insecte, ou tout au moins la température pour laquelle le potentiel de membrane est maximum, est très proche de la température à laquelle apparaît un dommage irréversible.

b) Le fait le plus frappant est la modification importante en signe et en durée que subit le *potentiel consécutif* de la fibre géante de Blatte, soumise à une température élevée. Il diffère, tout au moins dans sa phase initiale, de celui obtenu sur ce même matériel sous l'effet d'une polarisation anodique et de celui d'une fibre musculaire (HAGIWARA, 1953).

Ces modifications sont analogues à celles constatées par LORENTE DE NO (1947) sur le tissu nerveux de Grenouille, par GAILLARD, LAGET et SAUMONT (1953) dans le cas des nerfs sensitifs de Mammifères. Pour ces derniers auteurs, lorsqu'on abaisse progressivement et globalement, de 38° à 28°, la température d'un nerf accessoire du saphène externe du Lapin, on constate que le potentiel consécutif négatif diminue progressivement, tandis que le potentiel consécutif positif diminue en voltage et augmente en durée.

Dans le cas d'un nerf mixte (le sciatique poplité externe), le potentiel consécutif positif augmente régulièrement en amplitude et en durée depuis 37° jusqu'à 24°.

En valeur absolue, dans les deux cas, un abaissement de température augmente donc la positivité du potentiel consécutif.

Ceci confirme nos résultats obtenus dans le cas de la fibre de Blatte, qui se comporte à peu près comme l'accessoire du saphène externe du lapin, nerf sensitif. D'autre part, COOMBS, ECCLES et FATT (1955) ont montré qu'il existe dans le cas du motoneurone du Chat une relation approximativement linéaire entre l'amplitude du potentiel consécutif et la valeur du potentiel de membrane. C'est également ce qu'on observe sur la fibre de Blatte soumise à des variations de température.

c) Les effets de la température sur les *seuils d'excitabilité* des différents tissus nerveux d'Insecte étudiés sont tout à fait comparables, quelle que soit la technique utilisée. La chaîne ganglionnaire, riche en corps cellulaires, le nerf périphérique, réagissent à une augmentation de la température, de 13° jusqu'à 30°, par une élévation régulière des seuils d'excitabilité. De part et d'autre de ces deux températures, la conduction est supprimée.

L'arrêt de la conduction apparaissant vers 13° est assez surprenant : en effet, une Blatte peut vivre pendant plusieurs heures aux environs de 0° et retrouve toute son activité lors du réchauffement. Aussi nous contenterons-nous de signaler le

fait dans l'espoir de pouvoir l'expliquer à la suite de recherches ultérieures.

Par contre, il est très vraisemblable que, pour des températures à peine supérieures à 30°, certaines protéines, certains enzymes thermosensibles du tissu nerveux isolé subissent des altérations irréversibles.

Les expériences effectuées en présence de Ringer hypercalcique, au cours desquelles il a été possible d'abaisser la température jusque vers 7°, tout en conservant l'excitabilité du tissu, sont à rapprocher de celles réalisées par LUNDBERG et LAGET. LUNDBERG (1948), étudiant les effets de la température sur les racines rachidiennes de Mammifères, a montré que les fibres A, notamment, conservées dans un liquide de Krebs normal, cessent de conduire des influx entre 10° et 12°. Par contre, d'après LUNDBERG et LAGET (1949), lorsque le taux de calcium du liquide de KREBS est augmenté de 150 %, le blocage par refroidissement n'a lieu que vers —1°.

Enfin, à haute température, l'effet de l'anhydride carbonique s'inverse et devient inhibiteur, tandis que, à basse température, il est facilitateur.

En résumé, l'excitabilité, le potentiel de membrane, le potentiel consécutif de la fibre nerveuse d'Insecte évoluent de façon sensiblement parallèle sous l'effet de variations de température. Ces faits sont analogues à ceux qui ont été observés chez les Batraciens et les Mammifères.

Cependant, tandis que, chez ces deux classes de Vertébrés, il existe un optimum thermique assez étalé, dans le cas des Insectes cet optimum semble se situer à quelques degrés de la température de lésion irréversible.

DISCUSSION GENERALE

Les conclusions partielles exposées au cours des développements précédents ont permis d'établir des points de comparaison entre le fonctionnement du tissu nerveux d'Insecte et celui d'autres tissus nerveux. Il convient maintenant de les réunir de façon à pouvoir en tirer des conclusions plus générales.

1. — *Les potentiels d'action* recueillis sur la fibre géante de Blatte présentent une phase rapide dont la durée moyenne est de 1,5 msec. à 20°. Cette durée est de 2,5 msec. à 11°, 1 msec. à 30°. Les valeurs trouvées pour les amplitudes des potentiels d'action se situent aux environs de 85 mV.

L'amplitude des potentiels d'action et par conséquent celle du dépassement semblent liées à l'état physiologique de la préparation; elles dépendent aussi du dommage causé à la fibre par la microélectrode, dans le cas de fibres de petit diamètre. On sait en effet, comme l'a montré WOODBURY (1952), que la membrane peut se dépolariser au voisinage du point de pénétration de la microélectrode.

Une telle diminution locale du potentiel de membrane permet de rendre compte des potentiels d'action de faible amplitude enregistrés au cours de l'action de l'anhydride carbonique pur ou bien à la suite de plusieurs alternances de température. Ces deux actions provoquent une diminution importante du potentiel de membrane, qui est la plus marquée au niveau de la microélectrode.

Or on sait qu'il existe une valeur critique du potentiel de membrane au-dessous de laquelle le potentiel d'action cesse de se propager.

Cette valeur critique est de 53 mV. environ dans le cas de la fibre géante de Blatte, ce qui correspond à une diminution de 22 % de la valeur initiale du potentiel de membrane.

Dans le cas du nerf de Grenouille, LORENTE DE NO (1947) a trouvé une valeur de 12 à 15 %; dans le cas de la fibre musculaire de Grenouille, la valeur critique du potentiel de membrane est de 55 mV. (JENERICK et GERARD, 1953), soit 37 % de la valeur initiale du potentiel de membrane.

2. — *La vitesse de conduction* est de 7 m/sec.

3. — *La durée de la période réfractaire absolue* est en moyenne de 1,25 msec., dans le cas de la Blatte, de 3,2 msec. dans le cas du Criquet; celle de la période réfractaire relative, de 10 msec. chez la Blatte, 8 msec. chez le Criquet.

4. — *Les résultats obtenus en milieu hyposodique* semblent conformes à la *théorie ionique* de l'activité nerveuse formulée par HODGKIN et KATZ (1949 a).

5. — *La valeur de l'amortissement* est infinie comme dans le cas du Crabe (CORABOEUF, 1952).

6. — *La relation entre l'amortissement et le potentiel de membrane* établie par MONNIER et LAGET (1949), puis LAGET (1949) dans le cas du nerf de Grenouille et du nerf de Mammifère se vérifie dans le cas du nerf d'Insecte. En effet, à des valeurs infinies de l'amortissement correspondent des valeurs importantes du potentiel de membrane : la moyenne des valeurs trouvées pour ce dernier est de 78 mV. entre 18° et 20°. Ce chiffre est, comme le montre le tableau I, supérieur à ceux trouvés dans le cas des autres nerfs. De plus, on sait que la Blatte vit dans des conditions optimum vers 24°. Or, à cette température, le potentiel de membrane de la fibre géante de Blatte est augmenté de 10 % en moyenne par rapport à sa valeur à 20°, ainsi que nous l'avons montré. Cela situerait le tissu nerveux d'Insecte entre les autres tissus nerveux et le tissu musculaire.

Or, la valeur du potentiel de repos dépend des processus métaboliques : FURUSUWA (1929), GERARD (1930) ont montré que, en absence d'oxygène, le potentiel de repos du nerf diminue.

Si l'on admet que le potentiel de repos d'une fibre est dû à l'existence d'une différence de concentration en ions potassium de part et d'autre de sa membrane, le rôle que joue le métabolisme dans ce processus doit consister tout d'abord dans

le maintien de la membrane plasmique ou de l'organisation submicroscopique de la cellule. Mais on a de bonnes raisons de penser que certaines phases du cycle métabolique (cycle de glycolyse) entrent plus directement dans le maintien du potentiel de membrane que ne le laisserait supposer une explication purement physique.

En effet, d'après SHANES et BROWN (1942), si l'on soumet un nerf de Grenouille à des inhibiteurs du cycle de glycolyse, tels que la phlorizine, l'acide monoiodoacétique, le fluorure (1), qui arrêtent la formation de l'acide pyruvique, le potentiel de membrane diminue dans des proportions importantes.

Le rôle joué par le métabolisme oxydatif dans le maintien du potentiel de membrane a été confirmé depuis par LORENTE DE NO (1946).

Etant données les valeurs élevées du potentiel de membrane de la fibre nerveuse d'Insecte, il est permis de penser que son métabolisme est également important.

Les courbes qui traduisent les variations du seuil d'excitabilité (fig. 39, 41 et 42), celles qui traduisent les variations du potentiel de membrane en fonction de la température (fig. 34 et 35), présentent des analogies avec celles qui expriment les variations de l'intensité du métabolisme en fonction de la température, déterminées chez plusieurs espèces d'Insectes (*Culex annulatus*, par ELLINGER, 1915 ; *Periplaneta americana*, par DIRKEN, 1922 ; *Musca domestica* et *Melanotus communis*, par EDWARDS, 1946) (1). D'après ces courbes, la consommation d'oxygène, d'une part, le seuil d'excitabilité et le potentiel de membrane, d'autre part, augmentent de façon régulière depuis 12° jusque vers 30°. Dans les trois cas, cette température n'est inférieure que de quelques degrés à la température mortelle.

7. — Nous avons déterminé les valeurs du Q_{10} correspondant aux variations du potentiel de membrane en fonction de la température, d'après les courbes des figures 34 et 35. Elles sont de 1,1 de 10° à 20°, de 1,26 de 20° à 30°.

Dans le cas de l'axone géant de la Seiche, une évaluation du Q_{10} a été faite par HODGKIN et KATZ (1949 b) : il est égal à

(1) La phlorizine, l'acide monoiodoacétique, le fluorure, bloquent respectivement la formation de l'hexosémonophosphate, du 3-phosphoglycérate, du phosphopyruvate.

l'unité entre 10° et 20° et par conséquent très voisin de celui établi dans le cas de la Blatte.

Chez ce même Insecte, DIRKEN (1922) a déterminé le Q_{10} correspondant aux variations de la consommation d'oxygène en fonction de la température : il est de 4,31 entre 10° et 20°, de 3,39 entre 15° et 25°, de 1,75 entre 20° et 30°.

Ces valeurs ne peuvent pas être comparées à celles qui ont été données plus haut en ce qui concerne le potentiel de membrane. Cependant, il faut noter que les valeurs de Q_{10} obtenues par DIRKEN décroissent à mesure que la température augmente, alors que les valeurs de Q_{10} qui ont trait au potentiel de membrane augmentent avec la température. Or les mesures de consommation d'oxygène ont été effectuées après un séjour de l'Insecte d'au moins 24 heures à chaque température. D'après DIRKEN, lorsque la température est brusquement accrue, la consommation d'oxygène commence par être trop élevée, puis décroît jusqu'à une valeur adaptée à l'échange d'énergie des cellules. Par contre, nos évaluations du potentiel de membrane ont été effectuées pour des variations rapides de température. On peut donc supposer que les valeurs du potentiel de membrane et par conséquent celles du Q_{10} trouvées pour les températures élevées, sont également supérieures à celles correspondant à des états stables.

8. — Les potentiels d'action de la fibre nerveuse de Blatte présentent un *potentiel consécutif* faiblement positif ou nul entre 18° et 20°, nettement négatif à 24°, température optimum. Le potentiel d'action normal de la fibre nerveuse de Blatte doit donc présenter un potentiel consécutif négatif, précédé d'une phase rapide d'une durée de 1.2 msec. La négativité du potentiel consécutif rappelle celle qui a été observée sur la fibre nerveuse de Crabe par LEVIN (1927), FURUSUWA (1929) et, en moins marquée, celle des fibres musculaires squelettiques en état physiologique normal (NASTUK et HODGKIN, 1950).

Cependant, la durée du potentiel consécutif est beaucoup plus brève dans le cas de la Blatte (30 msec. à 20°) que dans le cas du Crabe (plusieurs minutes).

L'existence de cette négativité semble être l'indice d'un métabolisme oxydatif important (LORENTE DE NO, 1946) : l'anoxie, selon cet auteur, produit entre autres une diminution importante des potentiels consécutifs négatifs, à condition que la

composante ou « fraction labile » du potentiel de membrane (fraction L) soit ample; cette fraction dépend plus directement de la respiration que les fractions Q et M, selon la terminologie du même auteur.

Il semble qu'il en soit ainsi dans le cas de la Blatte, étant donnée la valeur élevée du potentiel de membrane.

L'aptitude du potentiel consécutif à devenir très nettement négatif sous l'effet d'une polarisation anodique est aussi caractéristique. Il faut noter cependant que les potentiels consécutifs obtenus dans ce cas sont assez différents de ceux qui résultent d'une élévation de température.

En effet, dans ce dernier cas, le point de la phase descendante du potentiel d'action, au niveau duquel se détache le potentiel consécutif, est situé de plus en plus bas à mesure que le potentiel de membrane augmente (fig. 37).

Dans le cas de la polarisation anodique, au contraire, ce point reste fixe quelle que soit la valeur du potentiel de membrane (fig. 18). Ce dernier fait est à rapprocher des résultats obtenus par DESMEDT (1953) dans le cas de la fibre musculaire du couturier de Grenouille. Cet auteur a enregistré les potentiels d'action d'une fibre pour des concentrations en potassium décroissantes : tandis qu'une augmentation importante du potentiel de membrane apparaît, le point d'où part le potentiel consécutif reste fixe. Il faut supposer que, dans le cas de la Blatte, l'accélération des oxydations cellulaires provoquée par une augmentation de la température exerce d'autres effets que celui d'augmenter le potentiel de membrane en modifiant les concentrations en potassium de part et d'autre de la membrane. Enfin, l'allure en dôme du potentiel consécutif obtenu dans ce cas n'existe pas dans le cas d'une polarisation anodique. Cette allure, qui implique la présence d'une phase de dépolarisation préalable, semble liée à une tendance latente à l'activité spontanée.

L'existence d'une valeur infinie de l'amortissement, d'un potentiel de membrane élevé, d'un potentiel consécutif normalement négatif, est en faveur d'un niveau métabolique important. Ces faits séparent nettement les caractéristiques du tissu nerveux d'Insecte de celles des Batraciens; mais ils ne permettent pas d'établir une différence nette entre le nerf d'Insectes et le nerf de Crustacés. Notons que le métabolisme des

fibres non myélinisées des Invertébrés est beaucoup plus important que celui des nerfs myélinisés des Vertébrés. BERESINA (1932), BERESINA et FENG (1933) ont montré que la production de chaleur au repos du nerf de Crabe, en présence d'oxygène (0,69 à 0,74 calories par gramme de poids sec, par heure, à 20°7), est de trois fois supérieure à celle du nerf de Grenouille, mesurée dans les mêmes conditions.

9. — Le fait le plus frappant est *la facilitation importante* que subit le tissu nerveux d'Insecte en général sous l'effet de *faibles concentrations d'anhydride carbonique*.

D'après les travaux de LAGET (1951), décrits plus haut, il existe, dans le cas des nerfs de Mammifères, une relation étroite entre la valeur du potentiel de membrane d'un nerf et sa sensibilité au CO_2 : les nerfs à potentiel de membrane faible (les nerfs moteurs en particulier) manifestent vis-à-vis du CO_2 une inhibition très marquée; les nerfs dont le potentiel de membrane est élevé (les nerfs sensitifs) réagissent au CO_2 par une inhibition faible.

Les fibres d'Insecte, dont le potentiel de membrane est important, manifestent vis-à-vis du CO_2 , non seulement une inhibition nulle, mais une facilitation nette.

Il y a lieu de se demander s'il ne faudrait pas voir dans l'existence, chez l'Insecte, d'un potentiel de membrane important, lié à un niveau métabolique élevé, tout au moins une des raisons de son comportement vis-à-vis du CO_2 .

S'il en est ainsi, on doit s'attendre, soit en diminuant le niveau métabolique, soit en abaissant directement le potentiel de membrane du tissu nerveux d'Insecte, à une inversion de l'action du gaz carbonique.

Les expériences effectuées sur des chaînes ganglionnaires maintenues en milieu non glucosé, ou prélevées sur des animaux en état d'inanition, ont confirmé cette hypothèse; dans ces conditions, en effet, le CO_2 devient un inhibiteur de l'excitabilité.

La dualité de réponse au CO_2 du nerf de la patte sauteuse de Criquet semblerait indiquer que les fibres réagissant par une inhibition étaient en mauvais état physiologique. Mais il peut s'agir aussi bien de fibres ayant un rôle fonctionnel différent. Cette question reste en suspens.

Signalons d'autre part qu'en plaçant un nerf de Grenouille dans des conditions telles que ses réserves énergétiques soient

maximales (conservation à basse température avant l'expérience) et que son potentiel de membrane soit également maximum (Ringer glucosé, mais dépourvu de potassium), nous avons obtenu temporairement un effet de l'anhydride carbonique inverse de son effet inhibiteur normal, c'est-à-dire une facilitation nette (CORABOEUF, BOISTEL et WALLON, 1955).

Un autre argument nous a été fourni par les expériences effectuées en liquide physiologique hyperpotassique sur le tissu nerveux d'Insecte. Le CO_2 qui, sur une chaîne ganglionnaire normale, agit en abaissant les seuils d'excitabilité, provoque, sur la même chaîne dépolarisée par l'action d'un liquide physiologique enrichi en potassium, une élévation réversible du seuil d'excitabilité.

De même, à température élevée, le tissu nerveux d'Insecte réagit rapidement au CO_2 par une inhibition, par suite de l'épuisement des réserves métaboliques, ce qui entraîne une dépolarisation des fibres.

Par contre, à basse température, l'effet facilitant du CO_2 est conservé : au froid, les réactions se trouvent ralenties, les réserves économisées. De ce fait, le potentiel de membrane peut être maintenu à une valeur suffisamment élevée pour que l'effet du CO_2 se manifeste par une facilitation.

Après plusieurs alternances de température (18° - 30° - 18°), le potentiel de membrane, de même que le seuil d'excitabilité, tombent presque toujours à une valeur inférieure à leur valeur initiale, ce qui montre que le tissu se dépolarise. Dans de telles conditions, une tendance très nette à l'autorythmicité a été constatée dans le cas de la fibre unique : des réponses doubles à une seule stimulation, puis une auto-activité nette ont été enregistrées. Un effet facilitateur analogue à celui déclenché par des alternances de température a été observé par MONNIER et COPPÉE (1938, 1939) sur le nerf de Grenouille soumis à une décalcification. Ces faits confirment notre hypothèse, à savoir l'existence d'un parallélisme entre un potentiel de membrane élevé et un métabolisme important. Ils s'accordent pour attribuer à l'anhydride carbonique un rôle inhibiteur vis-à-vis des tissus dépolarisés et à métabolisme faible, donc hyperexcitables, un rôle d'excitant vis-à-vis des tissus à polarisation élevée, normalement peu excitables.

L'anhydride carbonique apparaîtrait sous cet angle nouveau, comme un régulateur de l'excitabilité cellulaire.

Si le métabolisme du tissu nerveux d'Insecte était comparable à celui des Crustacés, le nerf de Crabe, notamment, devrait être hyperexcitable en présence d'anhydride carbonique à faible concentration. Or, ceci n'a été constaté qu'exceptionnellement. Par contre, les centres nerveux, ceux des animaux supérieurs notamment, manifestent une hyperexcitabilité importante en présence de gaz carbonique. Or on sait que leur métabolisme est intense. Ceci expliquerait l'action facilitatrice du CO_2 dans le cas de la chaîne ganglionnaire des Insectes, riche en corps cellulaires.

Ce même effet a été rencontré en outre dans le cas des fibres géantes séparées de leurs corps cellulaires. Les nerfs périphériques manifestent eux aussi une augmentation de leur excitabilité sous l'effet du CO_2 . On serait tenté d'attribuer au tissu nerveux d'Insecte en général un métabolisme intermédiaire entre celui des nerfs de Crustacés et celui des centres. Cependant, nous manquons encore de renseignements sur les caractéristiques fonctionnelles des nerfs périphériques des Insectes. Notamment, étant donné le faible diamètre de leurs fibres ($15\ \mu$ au maximum), il ne nous a pas encore été possible de déterminer si la valeur de leur potentiel de membrane est également supérieure à celle des autres fibres nerveuses.

TROISIEME PARTIE

ELECTROPHYSIOLOGIE SENSORIELLE D'INSECTE

INTRODUCTION

L'électrophysiologie sensorielle des Insectes n'a suscité qu'un nombre très restreint de travaux, comme nous l'avons indiqué au début de ce travail.

Notamment, les techniques électrophysiologique n'avaient pas encore été appliquées avec succès aux récepteurs des antennes des Hyménoptères. Les faibles dimensions des antennes d'Abeille et de Guêpe rendent cette étude délicate; de plus, le très petit diamètre des fibres du nerf antennaire (de l'ordre de $1/10$ de μ) interdit l'emploi de microélectrodes intracellulaires.

Dans le cas du Bombyx, de l'Abeille, de la Guêpe, nous avons mis en évidence une activité électrique, apparaissant sous l'effet d'une stimulation mécanique des antennes.

Sur les antennes d'Abeille et de Guêpe, les caractéristiques des réponses olfactives ont été déterminées; quelques conditions susceptibles de modifier ces réponses ont été mises en évidence : notamment l'influence de la saison durant laquelle est effectuée l'expérience, l'influence du taux d'anhydride carbonique dans l'atmosphère environnant la préparation. Nous avons pu établir certaines relations entre ces faits et le comportement de l'Insecte vivant.

Nous étudierons tout d'abord l'anatomie des récepteurs sensoriels des antennes de Bombyx et d'Abeille. Nous passerons rapidement en revue les recherches de physiologie sen-

sorielle des Insectes, telle qu'elle peut être révélée par l'étude de leur comportement. Dans un but de comparaison, nous exposerons les données électrophysiologiques essentielles obtenues sur les récepteurs tactiles et olfactifs d'autres groupes d'animaux.

CHAPITRE I

DONNEES ANATOMIQUES SUCCINCTES SUR LES RECEPTEURS TACTILES ET OLFACTIFS DES LEPIDOPTERES ET DES HYMENOPTERES

Nos recherches ont été effectuées d'une part sur l'antenne de Bombyx du Mûrier, d'autre part sur l'antenne de Guêpe et d'Abeille. Ces deux Hyménoptères ayant des antennes anatomiquement très voisines, nous étudierons plus spécialement l'antenne d'Abeille.

I. — Anatomie de l'antenne de Bombyx du Mûrier.

Cette étude a été effectuée par SCHNEIDER et KAISLING (1956). L'antenne constitue un double peigne comme chez les Bombyx en général : de part et d'autre du fouet, partent des ramifications, dont le nombre varie de 35 à 41 de chaque côté. Les poils sensoriels sont répartis sur ces ramifications, de même que sur les tubercules situés à la partie inférieure du fouet.

Les deux nerfs antennaires parcourent le fouet de l'antenne ; ils émettent des collatérales dans chacune de ses ramifications.

II. — Anatomie de l'antenne d'Abeille.

L'antenne est constituée de trois parties : une partie proximale ou scape, en rapport avec la tête ; — une pièce intermédiaire ou pédicelle ; — une partie distale ou fouet. Celui-ci est muni d'organes sensoriels très nombreux disposés sur les 8 premiers articles (Von FRISCH, 1950). Un type d'organes tactiles, 2 types d'organes olfactifs (*sensillum placodeum*, *sensillum basiconium*) ont été mis en évidence.

— Un « *sensillum placodeum* » est une membrane mince et complexe disposée dans une cavité de la cuticule et étroitement associée avec un groupe de cellules. La membrane est fréquemment ovale; les éléments cellulaires sont constitués de cellules enveloppantes et d'un nombre variable de cellules sensorielles bipolaires (DETHIER, 1954). Ces cellules semblent situées à une certaine distance sous la surface de la membrane, à l'intérieur d'une vacuole contenant un liquide (VOGEL, 1923). Elles donnent naissance au nerf afférent qui est relié directement au ganglion supra-œsophagien (DETHIER, 1954).

— dans le cas des « *sensilla basiconica* », la portion cuticulaire est constituée d'un cône dont les parois ont moins de 1 micron d'épaisseur (VOGEL, 1923).

RICHARDS (1952) a analysé par des méthodes histochimiques et au moyen d'un microscope électronique la cuticule recouvrant les récepteurs. L'épaisseur de cette membrane, en sa partie la plus mince, est inférieure à $1\ \mu$: elle est constituée, vers l'intérieur, d'un substratum chitinoprotéique et, vers l'extérieur, d'une épicuticule. La partie chitinoprotéique n'est que partiellement sclérotinisée et l'épicuticule contient peu de lipides. La cuticule recouvrant les récepteurs n'a donc pas les mêmes propriétés de pénétrabilité que celle recouvrant les autres parties du corps.

D'autre part, l'étude anatomique du nerf antennaire d'Abeille a été effectuée à l'aide du microscope électronique, par le Professeur GASSER.

La plupart des fibres ont un diamètre un peu inférieur à $0,1\ \mu$. Ce très petit diamètre correspond de façon frappante à celui des fibres du faisceau olfactif de Mammifère et notamment du Porc, étudiées également par GASSER (1956). Certaines fibres ont un diamètre qui dépasse 1 micron

CHAPITRE II

RAPPEL DES DONNEES SUR L'OLFACTION DES INSECTES OBTENUES PAR L'ETUDE DU COMPORTEMENT

I. — Localisation des organes de l'odorat.

Von FRISCH a établi de façon définitive que les organes olfactifs de l'Abeille sont situés sur les antennes : des Abeilles dont les deux antennes ont été sectionnées cherchent encore leur nourriture, mais ne la trouvent pas. Le traumatisme provoqué par la section ne semble pas être en cause. Elles sont en effet encore capables par exemple de différencier deux couleurs : elles se souviennent donc de ce qu'elles ont appris, mais ne peuvent plus percevoir une odeur.

De plus, si on sectionne les huit articles distaux à une antenne, et les sept articles distaux à l'autre antenne d'une Abeille, celle-ci peut encore percevoir une odeur. Mais si le huitième article distal est sectionné, le sens de l'odorat est entièrement perdu. Les organes responsables de l'odorat sont donc situés sur les huit articles distaux du flagelle de l'antenne (Von FRISCH, 1921).

II. — Acuité olfactive des antennes d'Abeilles.

Pour la déterminer, Von FRISCH a observé les réponses d'Abeilles « conditionnées » à l'odeur d'huiles essentielles diverses, dissoutes dans l'huile de paraffine. La concentration minimale perceptible de substance odorante, pour beaucoup d'huiles essentielles, est du même ordre de grandeur pour l'Abeille que pour l'Homme (Von FRISCH, 1919).

Von FRISCH a ensuite montré que les Abeilles pouvaient distinguer autant de parfums différents que l'Homme : dans ce but, 47 huiles essentielles ont été essayées.

De plus, beaucoup d'exemples de réponses conditionnées ont été cités; FRINGS (1944) a conditionné la simple réaction d'extension du proboscis en associant une perception gustative (celle de l'eau sucrée) à l'odeur de coumarine, que les Abeilles perçoivent bien, mais vis-à-vis de laquelle elles ne manifestent aucune attraction.

Enfin, RIBBANDS (1955) a montré qu'il existe un rapport entre le nombre des organes sensoriels des antennes et le seuil de la perception olfactive. De plus, l'odeur spécifique de l'Abeille, due à la présence d'une glande odorante abdominale et de nombreuses cellules isolées réparties à la surface du corps, incite peut-être les Abeilles à ne pas visiter à nouveau une fleur dont le pollen a déjà été prélevé par d'autres butineuses.

CHAPITRE III

RAPPEL DES DONNES ELECTROPHYSIOLOGIQUES ACQUISES DANS LE DOMAINE DE L'OLFACTION ET DU TOUCHER CHEZ LES ESPECES ANIMALES

I. — Les récepteurs olfactifs.

ADRIAN et LUDWIG (1928) ont enregistré l'activité électrique du nerf olfactif du Poisson-Chat, de la Tanche, de la Carpe, lorsqu'un stimulus odorant est appliqué à l'organe olfactif. Dans le cas du Poisson-Chat, les cellules olfactives sont constituées d'un grand nombre de plaques : elles offrent ainsi une grande surface à l'eau qui les traverse, et qui contient éventuellement, à l'état dissous, des substances agissant sur les récepteurs olfactifs.

En l'absence de tout stimulus, on observe des trains d'influx de fréquence basse, qui sont supprimés par l'application d'une solution d'anesthésique tel que la novocaïne. L'action de cet anesthésique est réversible. Un lavage fait réapparaître les influx.

Les caractéristiques des réponses sont les suivantes : après un temps de latence compris entre 0,6 sec. et plusieurs secondes, des influx apparaissent le long du faisceau olfactif, puis diminuent graduellement de fréquence, mais persistent cependant durant un temps considérable. Aucune activité synchrone dans les différentes fibres du faisceau olfactif n'a pu être enregistrée.

ADRIAN (1942) a ensuite étudié les réactions olfactives au niveau du cerveau du Hérisson. Chez la plupart des Mammifères, les aires olfactives du cerveau sont inaccessibles, étant recouvertes par le néopallium. Chez le Hérisson, par contre, le bulbe olfactif et le lobe pyriforme sont grands et facilement accessibles.

Les expériences ont été effectuées sur le Hérisson anesthésié. Le museau de l'animal est soumis à un stimulus olfactif. Deux électrodes impolarisables au chlorure d'argent, distantes de quelques millimètres, enveloppées de coton, sont insérées dans le cerveau ouvert. Au repos, on observe des changements de potentiel réguliers, dont le rythme est d'environ 20/sec. Ceci peut être dû, soit à ce que l'air contenait malgré tout des particules odorantes, soit à l'existence d'un rythme régulier au niveau de l'appareil olfactif, analogue au rythme de BERGER.

Cette dernière explication semble la plus vraisemblable : en effet, lorsqu'une substance odorante est introduite dans l'air respiré par le Hérisson, on constate :

— *dans le cas d'un stimulus odorant intense* : une augmentation de la fréquence des influx, qui peut passer de 20 cycles/sec. à 50;

— *dans le cas d'un stimulus plus faible* : la suppression complète du rythme de base.

Ces expériences montrent que le sens de l'odorat du Hérisson est beaucoup plus voisin de celui de l'Homme que celui des Poissons; elles serviront de point de comparaison à celles qui vont être décrites dans le cas des Insectes.

II. — Etude des récepteurs tactiles.

Dans le cas du Chat, ADRIAN et ZOTTERMAN (1926) ont enregistré l'activité électrique de la branche des nerfs digitaux. Sous l'effet d'une stimulation de la peau par attouchement ou par pression, des potentiels d'action d'amplitude variable ont été obtenus.

D'après ADRIAN (1930 b), l'attouchement ou le mouvement imprimés aux poils produisent sur le nerf cubital et sur le nerf médian, d'une part des potentiels d'action de grande amplitude et à vitesse de conduction élevée, d'autre part des potentiels d'action de plus faible amplitude, et dont la vitesse de conduction est de 15 à 20 m./sec. Lorsque les poils sont touchés très légèrement, de petits potentiels d'action peuvent seulement être enregistrés. Dans de nombreux cas, des trains d'influx ont été observés quelque temps après la cessation de la stimulation tactile (ZOTTERMAN, 1939).

MARUHASHI, MIZUGUSHI et TASAKI (1952) ont mis en évidence l'activité des fibres tactiles sous l'effet d'un attouchement ou d'une pression exercée sur la peau : en général, les trains d'influx ne durent pas plus de 30 à 60 msec. après le début du stimulus.

Dans le cas d'une stimulation par pression plus forte, la fréquence des influx peut atteindre 30 à 60 par seconde. La décharge persiste aussi longtemps que la pression est maintenue, bien que la fréquence tombe graduellement jusqu'à 5/sec.

Ces mêmes auteurs ont enregistré, dans le cas du Crapaud, des potentiels d'action d'une seule fibre tactile, déclenchés sous l'effet d'une pression ou d'un jet d'air appliqués à la surface de la peau. La décharge d'influx provoqués par une pression constante s'arrête en général 1/10 de seconde après le début du stimulus. Dans quelques cas, cependant, la décharge peut durer plusieurs secondes. Il semble qu'il y ait deux types de récepteurs tactiles sur la peau : les uns s'adaptent rapidement à la pression appliquée, et ne donnent qu'une très brève salve d'influx, les autres ne s'adaptent que très lentement à la pression et, en conséquence, éveillent des trains d'influx qui peuvent durer pendant tout le temps où la pression est appliquée.

CHAPITRE IV

RESULTATS EXPERIMENTAUX

Les techniques de dissection et de conservation des antennes, la cuve et l'appareillage électronique utilisés, ont été décrits en première Partie, pages 33, 36, 37.

I. — **Activité électrique spontanée, caractères des potentiels d'action.**

Une antenne isolée de Bombyx du Mûrier, qui vient d'être prélevée, présente une activité électrique spontanée, comme le montre la figure 45, tracé A. Les potentiels d'action enregistrés ont une durée de l'ordre du milliseconde et une amplitude de 130 μ V environ. Leur rythme varie d'une préparation à l'autre. L'activité électrique constatée persiste durant plusieurs heures, mais disparaît si l'on dispose une petite goutte d'éther éthylique sur l'antenne (fig. 45, tracé B). Elle réapparaît progressivement au bout de 4 à 5 minutes, dès que la goutte de cet anesthésique s'est évaporée. Il est peu vraisemblable qu'une telle activité soit due à l'effet de section des extrémités de l'antenne, car les potentiels enregistrés présentent toujours le même sens de propagation (depuis l'extrémité distale vers l'extrémité proximale). Cela semble indiquer qu'ils prennent naissance dans la même région de l'antenne. Le fait de brûler les extrémités des antennes pour la fixation de celles-ci sur les électrodes à l'aide d'agar-agar à 70° ne modifie en rien l'émission des influx.

Les antennes d'Abeille et de Guêpe manifestent aussi, après section, une activité électrique. La figure 46 en donne un exemple dans le cas de la Guêpe. Contrairement au cas précédent, une minute après la section (tracé inférieur), on n'observe plus, en général, de potentiels d'action. Le plus fréquemment,

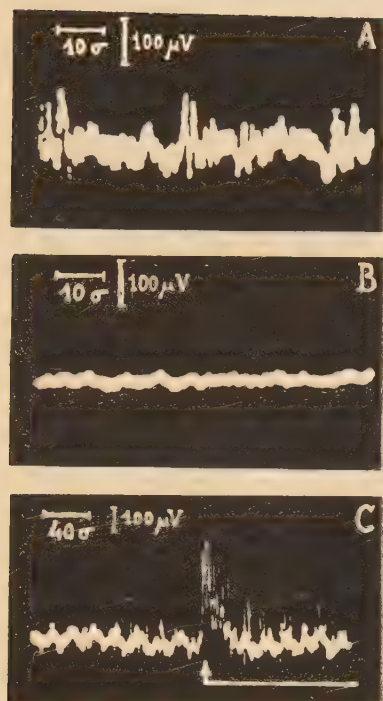


FIG. 45. — Antenne isolée de *Bombyx mori*.

A : activité spontanée.

B : effet d'une goutte d'éther.

C : activité électrique obtenue sous l'effet d'un jet d'air.

ceux-ci présentent une diphasicité notable, comme le montre le tracé B de la figure 46. Leur amplitude varie de 40 à 100 μ V., suivant le nombre des fibres répondant synchroniquement. Leur durée est comprise entre 0,7 et 1 msec.

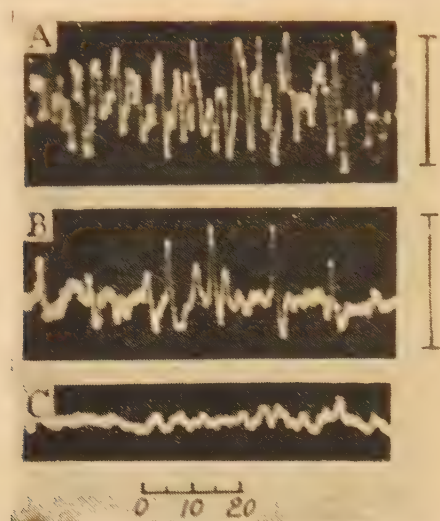


FIG. 46. — Antenne isolée de Guêpe.

Potentiels d'action consécutifs à la section :

en A : 20 sec. après la section.

en B : 30 sec. après la section.

en C : 1 minute après la section.

Trait vertical : 80 μ V. Temps en millisecondes.

II. — Effets de l'anhydride carbonique.

Nos précédents résultats ont mis en évidence le rôle excitant de l'anhydride carbonique sur le tissu nerveux d'Insecte. On pouvait s'attendre à retrouver cette même action sur les récepteurs sensoriels. Nous avons effectivement constaté, dans le cas de l'antenne isolée d'Abeille, une importante augmentation de l'activité spontanée sous l'action de ce gaz :

— *En atmosphère de CO_2 pur*, l'antenne est le siège, au bout de quelques secondes, d'une activité électrique très intense, mais très fugace, à laquelle fait suite une phase de silence

total. Le retour à l'air fait réapparaître une phase temporaire d'hyperexcitabilité analogue à celle observée au début de l'action du CO_2 pur. Puis l'activité cesse peu à peu.

— *en présence de 15 % de CO_2* , l'antenne isolée est le siège d'une activité électrique importante (fig. 47, tracé inférieur), qui persiste jusqu'au moment où le mélange gazeux est remplacé par de l'oxygène.

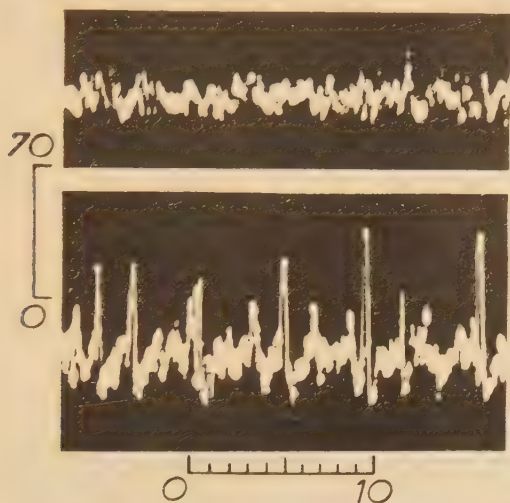


FIG. 47. — Antenne isolée d'Abeille.

— *tracé supérieur* : en présence d'air, l'activité électrique est nulle.

— *tracé inférieur* : en présence de 15 % de CO_2 , une activité importante apparaît.

Echelle des amplitudes en microvolts.

Echelle des temps en millisecondes.

— *un mélange de 5 % de CO_2 et de 95 % d'oxygène* ne donne au maximum que quelques potentiels d'action. Cependant, nous verrons plus loin qu'il est possible, dans le cas de 5 % de CO_2 , de mettre en évidence une facilitation nette des récepteurs olfactifs.

Pour des essais de stimulation tactile ou olfactive, seules des préparations ne présentant pas d'activité spontanée résiduelle ont été étudiées.

III. — Mise en évidence des récepteurs tactiles.

1. — Stimulation sous l'effet d'un fin courant d'air dirigé normalement à l'antenne, et en son milieu.

Ces essais ont porté sur l'antenne de Bombyx. Celle-ci était soigneusement fixée aux électrodes à l'aide d'une gelée d'agar-agar, afin d'éviter toute altération du tracé, due à des perturbations de contacts. Dans ces conditions, un jet d'air continu à début brusque, détermine (fig. 45, tracé C) une augmentation nette, mais transitoire, de l'autorhythmicité. Comme ci-dessus, une application d'éther sur l'antenne supprime cet accroissement de l'activité pendant quelques minutes (BOISTEL et CORA-BOEUF, 1953).

2. — Stimulation par flexion de l'antenne.

Il suffit pour cela de rapprocher légèrement les deux supports sur lesquels l'antenne est fixée.

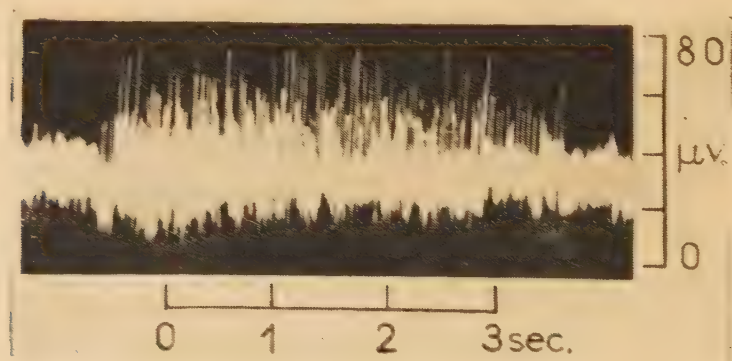


FIG. 48. — Antenne isolée d'Abeille.

Potentiels d'action tactiles obtenus par un rapprochement des électrodes excitatrices ayant pour effet de courber l'antenne.

Dans le cas de l'Abeille et de la Guêpe :

— sous l'effet d'une *flexion accusée*, des influx très nombreux apparaissent; leur fréquence peut atteindre 200 par seconde, leur amplitude dépasse 100 μV , dans certains cas. Les figures 48 et 49 (tracé A) représentent de telles réponses dans

le cas de l'Abeille, la figure 50 (tracé A) représente un autre type de réponse dans le cas de la Guêpe.

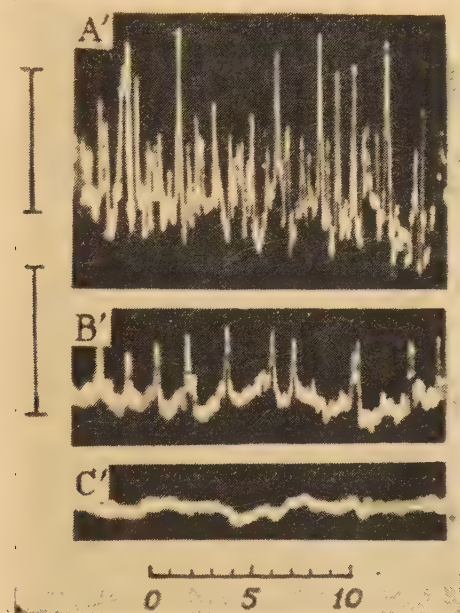


FIG. 49. — Potentiels d'action tactiles d'Abeille
(*Apis mellifica*).

A : stimulation forte.

B : stimulation faible.

C : arrêt de la stimulation.

Echelle des amplitudes : $100 \mu V$.

Temps en centièmes de sec.

— sous l'effet d'une *flexion légère*, on obtient des influx d'amplitude moindre ($40 \mu V$. environ), mais sensiblement constante, de fréquence plus faible, mais régulière (60 à 80/sec.), comme le montrent la figure 49, tracé B, dans le cas de l'Abeille, et la figure 50, tracé B, dans le cas de la Guêpe.

Il est très important de signaler que l'activité électrique déclenchée par déformation mécanique persiste aussi longtemps

que la déformation, forte ou faible, est appliquée à l'antenne : les récepteurs en cause ne s'adaptent donc pas au stimulus que constitue la flexion.

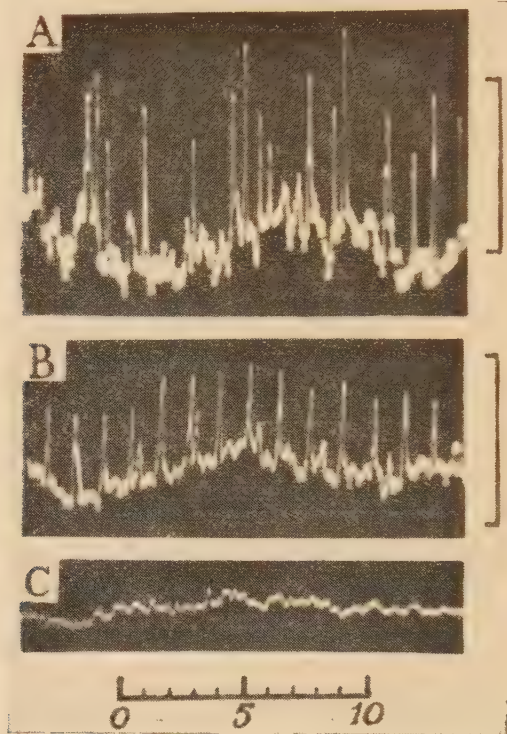


FIG. 59. — Potentiels d'action tactiles de Guêpe.
(*Vespa vulgaris*).

A : stimulation forte.

B : stimulation faible.

C : arrêt de la stimulation.

Echelle des amplitudes : $100 \mu V$.

Temps en centièmes de sec.

3. — Stimulation à l'aide d'un cheveu n'imprimant à l'antenne aucune courbure appréciable.

Une réponse électrique nette apparaît également.

IV. — Mise en évidence des récepteurs olfactifs.

1. — Caractéristiques des réponses.

Dans cette série d'expériences, le stimulus olfactif utilisé a été l'essence de lavande.

Une goutte de ce parfum est déposée à un ou deux centimètres sous une antenne d'Abeille ne présentant aucune activité spontanée. Après un temps de latence de 5 à 8 sec., en général, des potentiels d'action apparaissent, dont la fréquence augmente peu à peu, reste constante pendant quelques secondes, puis décroît. En moins d'une minute, la réponse est en général terminée, bien que, dans certains cas, on observe encore pendant quelques minutes une légère activité électrique. A titre d'exemple, au cours d'une expérience dont les différentes phases sont représentées figure 51 (colonne de gauche): 8 sec. après le début de la stimulation, les potentiels d'action ont atteint la fréquence de 60/sec. Leur amplitude, sensiblement constante, était de 50 μ V. (tracé A). Cinq secondes plus tard, la fréquence est tombée à 20/sec. L'amplitude reste invariable; une plus grande amplification la fait apparaître accrue (tracé B). Dix secondes plus tard, on observe encore en moyenne 5 potentiels d'action par seconde (tracé C); l'amplification est encore plus grande qu'en B. Trente secondes plus tard, toute réponse électrique a cessé (tracé D).

Le temps de survie des récepteurs ne semble pas excéder 15 minutes : au fur et à mesure que ce temps s'accroît, l'amplitude et la fréquence des réponses diminuent, tandis que le temps de latence augmente.

Il n'a pas été possible d'enregistrer de réponse lors d'une deuxième stimulation succédant au retrait du premier stimulus et au renouvellement de l'air environnant la préparation.

L'activité électrique enregistrée n'est pas d'origine musculaire : en effet, après section du pédicelle de l'antenne jusqu'au 8^e article compris, les réponses obtenues à la suite de stimulations mécaniques ou olfactives sont identiques à celles observées dans le cas de l'antenne entière (Boistel, 1953).

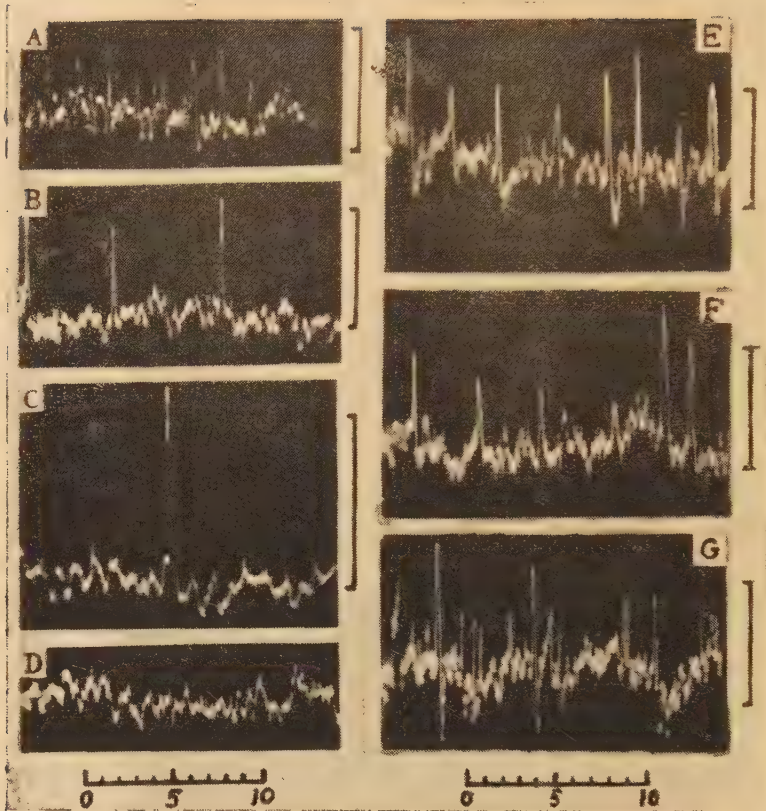


FIG. 51. — Potentiels d'action d'antenne isolée de Guêpe obtenus :

— en A, B, C, D : sous l'effet de vapeurs d'essence de lavande.

A : après 8 sec.

B : après 13 sec.

C : après 18 sec.

D : après 28 sec.

Potentiels d'action d'antenne isolée d'Abcille obtenus :

— en E : sous l'effet de vapeurs d'essence de bergamote.

— en F : sous l'effet de vapeurs de camphre en poudre.

— en G : sous l'effet de vapeurs d'alcool camphré.

Temps en centièmes de seconde.

Echelle des amplitudes : 100 μ V. pour A ; 70 μ V. pour B, C, D, E, F, G.

2. — Activité électrique obtenue sous l'effet de différentes substances odorantes.

a) *L'essence de bergamote* a été essayée, en raison de son grand pouvoir attractif, sur l'Abeille intacte. Une goutte de cette substance provoque également une réponse dont les caractéristiques sont tout à fait comparables à celles observées dans le cas de l'essence de lavande (fig. 51, E).

b) *La coumarine*, dont l'odeur n'est pas, pour l'Abeille, attractive en elle-même (FRINGS, 1944), mais qui peut cependant éveiller chez elle un réflexe conditionné olfactif, fait apparaître également une nette activité électrique dans l'antenne isolée.

c) *Le camphre en poudre* (fig. 51, F), de même que *l'alcool camphré* (fig. 51, G) déclenchent l'apparition d'une réponse notable dans l'antenne.

Ces deux derniers essais semblent exclure la possibilité d'une excitation directe des récepteurs olfactifs par les vapeurs d'alcool.

3. — Influence de la saison durant laquelle sont effectués les essais sur les caractéristiques des réponses olfactives.

a) Abeilles d'été.

Les essais décrits ci-dessus ont été effectués au mois d'août sur des butineuses. Les temps de latence des réponses étaient de 7 à 8 sec.; la durée de la réponse n'excédait pas une minute en général : 95 % des antennes étudiées ont fourni des réponses.

b) Abeilles d'hiver.

Les Abeilles étudiées étaient en état d'hivernage complet. Elles ont été prélevées durant le mois de février sur un rayon après ouverture de la ruche, puis mises dans des cagettes type LIEBEFELD contenant du « candi à Reine » (1) et de l'eau. Les cagettes étaient maintenues en étuve à 23° quelques heures avant l'expérience. Le stimulus utilisé dans ce cas, comme au cours des essais suivants, est l'essence de lavande.

(1) Le « candi à Reine » est formé d'un mélange de sucre glace et de miel.

Dans ces conditions, seulement 20 % des antennes étudiées ont donné une réponse olfactive nette. Le délai d'apparition de celle-ci est de l'ordre d'une minute. L'activité électrique, une fois déclenchée, peut durer plus d'une minute.

c) *Abeilles de serre.*

Ces Abeilles ont vécu pendant un mois dans une serre à 20-25° de la station de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette, d'un volume de 50 m³ environ, où se trouvaient des ruchettes à trois cadres ayant au moins un cadre de couvain. Les Abeilles avaient à leur disposition des fleurs de Colza; leur comportement de butinage était parfaitement normal; elles ramenaient à la ruche du pollen et du nectar. Elles ont été prises au hasard sur des rayons, au début de mars. Leur âge n'a pas été déterminé.

Soixante pour cent des antennes étudiées ont donné des réponses olfactives. Celles-ci sont apparues après un délai d'au moins 25 secondes; elles ont duré au moins 30 secondes.

d) *Abeilles originaires du midi de la France, recueillies en hiver.*

Ces Abeilles proviennent du littoral méditerranéen, où elles manifestaient une activité normale. La ruche dans laquelle elles se trouvaient possédait trois cadres de couvain; elles ont été

TABLEAU II

TYPE D'ABEILLES		TEMPS DE LATENCE DES RÉPONSES	
Abeilles d'hiver	90-95 %	5-7 sec.	20-30 sec. au moins 1 min.
Abeilles d'été	20 %	1 min.	
Abeilles de serre ..	60 %	25 sec.	35-45 sec.
Abeilles du midi ..	40 %	45 sec.	1 min.

prélevées au début de mars. Elles ont cessé toute activité de butinage en arrivant au Centre de Recherches apicoles de Bures-

sur-Yvette. Elles ont été étudiées 12 à 15 jours après leur arrivée.

Quarante pour cent des Abeilles ont donné des réponses olfactives : celles-ci sont apparues au bout de 45 secondes au moins; elles ont duré plus d'une minute.

L'ensemble de ces résultats est résumé par le tableau II :

Cette étude comparative a été effectuée avec la collaboration de LECOMTE et de CORABOEUF (BOISTEL, LECOMTE, CORABOEUF, 1955).

4. — Influence de l'atmosphère gazeuse environnante sur la sensibilité olfactive de l'antenne.

Les effets de l'anhydride carbonique à diverses concentrations sur l'antenne isolée d'Abeille ont été décrits. En particulier, 15 % de CO_2 font apparaître une activité électrique durable. Avec 5 % de CO_2 , l'activité électrique est faible, même dans le cas d'Abeilles d'été. On peut se demander si une telle teneur en CO_2 n'a pas une action sur le seuil d'excitabilité des récepteurs olfactifs.

En vue de vérifier cette hypothèse, deux types d'expériences ont été réalisés :

a) *Sur les Abeilles d'été.*

Une antenne isolée est soumise à un mélange gazeux contenant 15 % de CO_2 et 85 % d' O_2 . Une légère activité électrique apparaît (fig. 52, tracé A).

Dans l'air pur, en présence de vapeurs d'essence de lavande, une activité plus grande apparaît. Deux types de réponses sont représentés par les tracés B et C de la figure 52.

Par contre, dans l'air contenant 15 % de CO_2 , les vapeurs d'essence de lavande provoquent l'apparition d'une activité électrique encore plus importante : il semble, dans ce cas, que c'est surtout l'amplitude des potentiels d'action qui est modifiée (fig. 52, tracé D).

En vue de vérifier cette remarquable action facilitante exercée par le CO_2 sur les récepteurs olfactifs, une autre série d'expériences a été réalisée dans le cas d'Abeilles d'hiver, en choisissant des préparations ne réagissant pas, en présence d'oxygène pur, à l'essence de lavande.

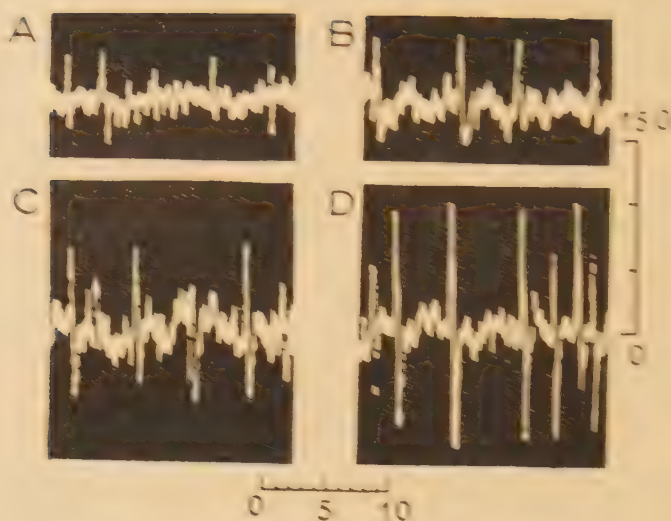


Fig. 52 — Antenne isolée d'Abeille.

— trace A : activité spontanée en présence de 15 % de CO_2 ;
— traces B, C : deux types de réponses électroactives à des
vapeurs d'essence de lavande en présence d'air;
— trace D : réponse électroactive à des vapeurs d'essence de
lavande en présence de 15 % de CO_2 .

Echelle des amplitudes : 150 μV .

Echelle des temps en millisecondes.

b) Sur des Abeilles d'hiver

L'expérience que nous allons décrire a été réalisée sur une même antenne, les différentes phases ont été enregistrées de façon continue.

Une antenne est soumise à une atmosphère d'oxygène, puis à une atmosphère de carbogène (CO_2 : 5 % — O_2 : 95 %) : on observe dans ce cas quelques potentiels d'action (fig. 53, trace A).

On revient ensuite à l'oxygène et, au bout d'une minute, à l'instant indiqué par un décrochement du tracé, on fait agir les vapeurs d'essence de lavande : aucune activité électrique n'apparaît, même après deux minutes (fig. 53, trace B).

L'oxygène pur est alors remplacé par un mélange de 95 % d' O_2 et 5 % de CO_2 , à l'instant indiqué par le décrochement (fig. 53, trace C) : quelques secondes plus tard, apparaissent des potentiels d'action, dont le rythme augmente peu à peu

pour atteindre sa valeur maxima au bout d'une vingtaine de secondes. La durée totale de la réponse dépasse une minute.

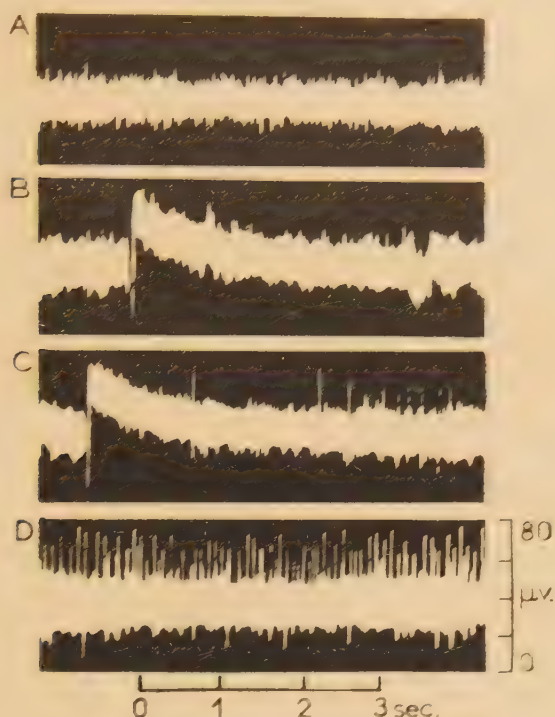


FIG. 53. — Préparation d'antenne isolée d'Abeille d'hiver, soumise à une atmosphère d'oxygène : elle ne présente qu'une très légère activité électrique (tracé A).

Il en est de même lorsque celle-ci est placée en atmosphère d'oxygène (début du tracé B), puis en atmosphère d'oxygène et d'essence de lavande (tracé B, à l'instant indiqué par le décrochement).

Par contre, dès que, en présence d'essence de lavande, l'oxygène est remplacé par le carbogène (tracé B, à l'instant indiqué par le décrochement), une activité électrique apparaît, qui atteint son intensité maximum 20 sec. plus tard (tracé D).

Temps en sec. — Echelle des amplitudes : 80 μ V.

D'autres essais ont fourni des résultats analogues, bien qu'en général la réponse olfactive n'apparaisse que 10 à 20 secondes après l'admission du mélange gazeux renfermant du gaz carbonique. Ce gaz exalte donc bien la sensibilité olfactive de l'antenne d'Abeille.

DISCUSSION

Les expériences décrites ci-dessus confirment l'existence de récepteurs tactiles sur les antennes de Bombyx et d'Hyménoptères. Dans ce dernier cas, on peut admettre qu'ils sont de deux types : les uns, répartis sur toute la surface des articles du fouet de l'antenne, s'adaptent rapidement au stimulus (cas de la stimulation à l'aide d'un cheveu); les autres, qui seraient localisés au pourtour distal de chaque article et ne seraient excités que lorsque les articles sont déplacés les uns par rapport aux autres, ne s'adaptent pas ou s'adaptent très lentement au stimulus (cas de la déformation de l'antenne par rapprochement des électrodes).

Cette conception rejoint les conclusions de PUMPHREY (1936) en ce qui concerne les terminaisons tactiles des pattes des Blattes. Rappelons que deux types de récepteurs tactiles ont été mis en évidence par MARUHASHI, MIZUGUSHI et TASAKI (1952) dans le cas de la Grenouille.

D'autre part, on a de bonnes raisons de penser que les potentiels d'action, obtenus sous l'effet de vapeurs odorantes, ne sont pas d'origine musculaire et proviennent bien des récepteurs olfactifs, comme l'ont montré les expériences de section de l'antenne à différents niveaux.

Les réponses enregistrées dans le cas des Abeilles d'été présentent des caractéristiques tout à fait voisines de celles décrites par ADRIAN dans le cas du Poisson-Chat et du Hérisson : après un temps de latence relativement court, l'activité électrique apparaît, croît rapidement, puis décroît et cesse au bout de 30 secondes environ. Les récepteurs olfactifs d'Hyménoptères reagissent et s'adaptent donc rapidement au stimulus.

Dans le cas des Abeilles d'hiver, au contraire, la sensibilité au stimulus olfactif est considérablement diminuée, celui-ci restant inefficace dans 80 % des cas; d'autre part, la durée de la réponse est notablement accrue et peut dépasser une minute, ce qui laisse supposer, soit que les différents récepteurs de

l'antenne ont des temps de latence différents, soit que chacun d'eux s'adapte beaucoup plus lentement au stimulus, soit que la répartition des seuils est plus dispersée.

Les Abeilles de serre et les Abeilles du Midi ont un comportement intermédiaire entre les Abeilles d'été et les Abeilles d'hiver. De plus, des Abeilles d'hiver placées en serre depuis seulement 8 jours, au lieu de 1 mois, ont présenté sensiblement le même taux de réponses que des Abeilles d'hiver normales. On peut donc supposer que les modifications subies par les récepteurs des antennes lors des changements de saison sont lentes et sont sans doute liées à des transformations physiologiques plus profondes.

A ce sujet, il semble que l'on ait peu d'informations. On sait seulement que les Abeilles d'hiver possèdent des réserves azotées beaucoup plus grandes que les Abeilles d'été (LOTMAR, 1939).

Ces modifications physiologiques doivent être en rapport avec les conditions climatiques : les apiculteurs ont observé qu'à l'arrière-saison, bien que les sources mellifères soient encore importantes, il y a, dans un rucher, des colonies qui s'arrêtent de butiner beaucoup plus tôt.

De même, la reprise d'activité au printemps est assez hétérogène, et pourrait être liée à cette diminution des réactions sensorielles.

Nous ne sommes pas en mesure actuellement d'expliquer le mécanisme d'une telle diminution de la sensibilité olfactive. Il est très vraisemblable, cependant, que les centres nerveux puissent agir sur les récepteurs olfactifs en modifiant leur seuil d'excitabilité.

Les expériences effectuées en présence de CO_2 montrent de façon frappante que l'excitabilité des récepteurs olfactifs est augmentée de façon très fugace en présence d'anhydride carbonique pur, de façon durable en présence d'anhydride carbonique à 15 %.

Les récepteurs olfactifs peuvent être considérés comme des centres nerveux à l'état d'organisation le plus simple, car chacun d'eux est étroitement associé à un ou plusieurs corps cellulaires neuroniques. Aussi, n'est-il pas surprenant que l'anhydride carbonique éveille l'activité électrique de ces récepteurs, puisque nous avons vu que ce gaz accroît l'activité spontanée des centres de la chaîne ganglionnaire.

Le fait le plus remarquable est l'abaissement du seuil de perception olfactive que provoque l'anhydride carbonique à 5 %. Cette constatation permet, en effet, d'attribuer à ce gaz un rôle beaucoup plus général que ne le laissaient prévoir les expériences effectuées sur les autres tissus nerveux.

Dans les conditions normales de vie des Abeilles, l'anhydride carbonique doit jouer un rôle dont nous sous-estimons peut-être encore l'importance.

En effet, on sait qu'il existe à l'intérieur de la ruche une teneur importante en CO_2 qui, pour HAZELHOFF (1953), est de 0,7 %, pour ABETISIAN (1950), varie de 0,9 à 2,5 %, pour LE BIGOT (1953), varie de 1,8 à 2,3 % et selon WALLA (1948), peut atteindre de 8,2 à 9,4 % dans le cas d'une ruche fermée.

Nous n'avons pas obtenu de facilitation nette de la réponse olfactive pour des teneurs en CO_2 inférieures à 5 %; mais les Abeilles étudiées à ce point de vue étaient des Abeilles d'hiver dont les récepteurs ont une sensibilité très inférieure à celle des Abeilles d'été. La présence d'anhydride carbonique est alors nécessaire pour le déclenchement certain des réponses olfactives.

Nous n'avons pu mettre en évidence de façon aussi nette l'abaissement du seuil olfactif des Abeilles d'été par ce gaz. En effet, les récepteurs de celles-ci présentent déjà, en présence d'air, de magnifiques réponses olfactives. Il est hors de doute, cependant, que des concentrations en anhydride carbonique inférieures à 5 % doivent suffire pour abaisser notablement le seuil de perception des odeurs des Abeilles d'été.

On peut alors supposer que l'anhydride carbonique existant normalement à l'intérieur de la ruche permet aux ouvrières de mieux percevoir les odeurs portées par les butineuses lorsque celles-ci retournent à la ruche. On sait (VON FRISCH, 1948) que les Abeilles s'informent mutuellement de la qualité des sources mellifères par l'odeur du nectar et de diverses substances dont elles sont imprégnées. Leur corps, en effet, retient longtemps et fortement les odeurs.

CONCLUSIONS GENERALES

Les résultats obtenus au cours de ce travail, bien que fragmentaires, permettent néanmoins de comparer les caractéristiques électrophysiologiques du tissu nerveux d'Insecte à celles des autres tissus nerveux.

L'existence, dans le cas de la Blatte, d'une valeur infinie de l'amortissement, d'un potentiel de membrane particulièrement élevé, d'un potentiel consécutif normalement négatif à la température optimum de l'Insecte, suggère que le métabolisme du tissu nerveux d'Insecte est, comme celui des Crustacés, bien plus élevé que celui des nerfs périphériques de Vertébrés et qu'il est de l'ordre de celui des centres nerveux de cet embranchement d'animaux. Une telle intensité métabolique découle peut-être de ce que les fibres nerveuses des Arthropodes sont dépourvues de gaine myélinique.

Des atmosphères à faible teneur en anhydride carbonique provoquent un effet facilitateur marqué sur le nerf d'Insecte, ce qui différencie nettement ce nerf, aussi bien des Crustacés que de ceux des Vertébrés. Sous l'action de ce gaz, une diminution nette du seuil d'excitation a été mise en évidence aussi bien dans le cas d'un choc électrique appliqué à un nerf que dans le cas d'un stimulus olfactif appliqué aux récepteurs d'une antenne.

Les conditions requises pour que se manifeste l'action facilitatrice de l'anhydride carbonique ont été déterminées. Cette action paraît bien liée à un potentiel de membrane élevé et à un métabolisme important, intermédiaire entre celui des nerfs de Crustacés et celui des centres nerveux de Vertébrés. Il semble que l'on puisse utiliser ce gaz comme test du bon état physiologique du tissu nerveux isolé d'Insecte.

Il convient en outre d'examiner si l'on peut attribuer à l'anhydride carbonique un rôle plus général dans la physiologie de l'Insecte et, le cas échéant, sur le comportement. L'effet excitant de ce gaz est particulièrement net sur la chaîne ganglionnaire abdominale, matériel de choix pour l'étude *in vitro* de centres nerveux élémentaires. Cet effet est également manifeste dans le cas des fibres géantes; mais il semble moins marqué lorsque celles-ci sont séparées de leurs corps cellulaires par section du sixième ganglion abdominal.

Cette constatation pose sous un jour nouveau le problème de la subordination nerveuse. Nous manquons actuellement de données en ce qui concerne l'influence des centres sur les fibres nerveuses périphériques. Cependant, la chaîne ganglionnaire d'Insecte paraît être un matériel de choix pour cette étude, aussi nous proposons-nous de déterminer ultérieurement les variations des caractéristiques électriques des fibres géantes de la chaîne ganglionnaire de Blatte lorsque les corps cellulaires de ces fibres seront soumis à des agents variés, par exemple le gaz carbonique, les substances dépolarisantes ou celles qui modifient le métabolisme.

Chez l'Insecte entier, les centres sont, par l'intermédiaire du réseau trachéal, soumis à des changements survenant dans l'atmosphère ambiante. Les effets de variations de la concentration externe en CO_2 doivent se manifester rapidement au niveau de la chaîne ganglionnaire. On peut supposer, étant donnée leur sensibilité particulière, que les centres sont les premiers à réagir sous l'effet de taux croissants d'anhydride carbonique, et cela bien avant que les nerfs périphériques aient subi l'influence directe de ce gaz.

Des expériences de comportement ont montré que l'effet excitant de l'anhydride carbonique se manifeste également sur l'Insecte entier. Prat (1954), notamment, au cours de très intéressantes recherches d'analyses microcalorimétriques, a montré que, dès qu'une Blatte placée en chambre close ressent les premiers effets de l'asphyxie, elle est en proie à une agitation intense tandis que sa thermogénèse augmente. Au-delà de 25 % de gaz carbonique, apparaît l'effet anesthésique.

La thermogénèse normale de la Blatte, selon PRAT, s'effectue par brèves bouffées se succédant à de longs intervalles.

Le dégagement de chaleur s'accompagne de l'ouverture des stomates, ceux-ci demeurant fermés pendant les phases d'arrêt de la thermogénèse.

On peut supposer que, lors de chaque accroissement de la thermogénèse, c'est l'augmentation parallèle du taux d'anhydride carbonique qui détermine l'ouverture des stomates.

Les expériences d'électrophysiologie sensorielle pratiquées sur des antennes d'Hyménoptères nous ont montré l'influence de la saison et du gaz carbonique à faible concentration sur la sensibilité olfactive. Il est vraisemblable que ce gaz peut également faciliter la perception de bien d'autres stimulus sensoriels.

Il semble que l'on puisse attribuer au CO_2 un effet non négligeable sur le comportement des Insectes sociaux à l'intérieur de leurs colonies : on sait qu'à l'intérieur de la ruche, notamment, peut régner une atmosphère contenant de 1 à 3 % de CO_2 au moins. Pour de telles concentrations, les Abeilles doivent manifester à l'intérieur de la ruche une activité accrue et surtout une acuité sensorielle plus grande.

On a souvent proposé l'usage du gaz carbonique comme insecticide. On l'a employé avec un succès moyen pour détruire les Insectes qui infestent les silos à grains (QUINN et JONES, 1936). Nous avons vu que ce gaz n'est paralysant qu'à des taux élevés (à partir de 25 %). Pour des taux moindres, quoique importants, il augmente l'activité de l'Insecte tout entier. L'emploi du gaz carbonique comme insecticide ne se conçoit que par l'emploi de taux très élevés, suffisants pour amener à coup sûr, d'abord la paralysie, puis ultérieurement l'asphyxie de l'Insecte.

Il est tout à fait intéressant de constater que les résultats obtenus par les méthodes électrophysiologiques concordent avec ceux fournis par l'étude du comportement. Par contre, les effets de la température sur le tissu nerveux isolé sont difficiles à raccorder aux observations effectuées sur l'Insecte entier. En effet, tandis que, sous l'action d'une augmentation de température, l'excitabilité du tissu nerveux isolé diminue en même temps que son potentiel de membrane augmente, l'activité de l'Insecte est d'autant plus grande que la température est plus

élevée. STUMPER (1922), notamment, a étudié la mobilité des Fourmis à différentes températures : pour les ouvrières de *Messor barbarus*, le coefficient thermique (Q_{10}) de la locomotion est de 1,78 de 12° à 25°; pour *Formica rufa*, il est de 2,17 de 11° à 19°, de 1,63 de 19° à 28° : le coefficient thermique de la locomotion diminue donc lorsque la température augmente.

Des expériences analogues ont été effectuées par NICHOLSON (1934) dans le cas de *Lucilla*, par KEY (1936) dans le cas de *Locusta*. La question est d'ailleurs plus complexe : la réaction d'un Insecte à une température donnée est fonction du degré hygrométrique de l'air ambiant. L'étude a été faite notamment par KENNEDY (1937) dans le cas de *Locusta*, par GUNN et COSWAY (1938) dans le cas de *Periplaneta*, par DAKSHINAMURTY (1947) dans le cas de *Musca domestica*. Cette mouche notamment a une activité maxima à haute température et basse humidité, minima à haute température et haute humidité.

Pour tenter d'expliquer les différences entre les effets des variations de température sur le tissu nerveux isolé et sur l'Insecte entier, nous formulons une hypothèse :

On peut supposer que, sous l'effet de l'augmentation de température, et par conséquent du métabolisme, il y a augmentation de la concentration en anhydride carbonique au niveau des trachées, dont les plus fines ramifications sont en contact avec les cellules nerveuses elles-mêmes. L'effet facilitateur exercé par ce gaz au sein de l'Insecte entier, compenserait ou même surcompenserait l'abaissement d'excitabilité dû à l'élévation de la température.

Une telle augmentation de la teneur en CO_2 sous l'effet de l'accroissement du métabolisme, résultant de l'élévation de température, ne doit pas avoir lieu au sein d'une chaîne ganglionnaire isolée dont les trachées sectionnées sont en contact avec l'atmosphère; de plus, en raison du faible volume de la préparation, la diffusion des gaz est évidemment très rapide.

Peut-être cette hypothèse s'applique-t-elle au fonctionnement des thermorécepteurs. En effet, de tels récepteurs ont été décrits par SLIFER (1951) chez *Locusta migratoria*, puis par GEBHARDT (1953) chez de nombreuses espèces d'Insectes. Dans le cas de *Locusta*, il existe deux types de thermorécepteurs :

l'un affecte la forme d'un croissant, situé sur la tête de l'Insecte, à la base de chaque antenne; l'autre se présente sous l'aspect de deux petites fenêtres situées sur la ligne médiane dorsale du mésothorax.

Ces formations présentent, à l'examen microscopique, une cuticule relativement mince ($25\ \mu$) constituée presque exclusivement d'exocuticule. Les nerfs partant des croissants antennaires sont nombreux et de faible diamètre.

Des expériences de comportement effectuées par GEBHARDT (1953) ont montré que les croissants antennaires étaient beaucoup plus sensibles à la chaleur que les autres parties de la tête. Mais il est évident que le fonctionnement propre de ces thermorécepteurs peut dépendre de bien d'autres mécanismes, notamment de ceux qui ont été proposés en ce qui concerne les thermorécepteurs des Vertébrés.

Notre étude du tissu nerveux et des récepteurs sensoriels d'Insecte montre que les techniques électrophysiologiques peuvent apporter aux biologistes des renseignements non négligeables.

Inversement, les études sur le comportement permettent à l'électrophysiologiste d'orienter au départ ses recherches de façon plus précise et de contrôler au fur et à mesure ses résultats.

DEUXÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

ÉTUDE DE L'ORGANE DE JOHNSTON

Vu et approuvé :

Paris, le 27 Février 1957.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

J. PÉRES.

Vu et Permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

Jean SARRALH.

BIBLIOGRAPHIE

- ABETISIAN G.A. — 1950. (En russe). Pchelovostvo, 10, 533.
- ADRIAN E.D. — 1920. The recovery process of excitable tissues. *J. of Physiol.*, London, 54, 1.
1921. The recovery process of excitable tissues. *J. of Physiol.*, London, 55, 193.
- 1930 a. Nerve activity, caterpillar. *J. of Physiol.*, London, 70, 34.
- 1930 b. The effects of injury on Mammalian nerve fibres. *Proc. Roy Soc.*, B, 106, 596.
1931. Spontaneous nerve activity, Dytiscus (Coleoptera). *J. of Physiol.*, London, 72, 132.
1942. Olfactory reaction in brain of Hedgehog. *J. of Physiol.*, London, 100, 459.
- ADRIAN E.D., LUDWIG C. — 1938. Olfactory reaction in brain of Catfish. *J. of Physiol.*, London, 94, 441.
- ADRIAN E.D., ZOTTERMAN Y. — 1926. The impulses produced by sensory nerve endings. *J. of Physiol.*, London, 61, 465.
- ALBRECHT F.O. — 1953. The anatomy of the migratory Locust. University of London, The Athlone Press.
- AUGER D., FESSARD A. — 1933. Observations relatives à la réponse rythmique du nerf de Crabe. *C. R. Soc. Biol.*, 112, 863.
- ARVANITAKI A. — 1940. Réactions déclenchées sur un axone au repos par l'activité d'un autre axone au niveau d'une zone de contact. Conditions de la transmission de l'excitation. *C. R. Soc. Biol.*, 133, 39.
- ARVANITAKI A., FESSARD A. — 1934. Groupes rythmés d'influx et variations concomitantes de polarisation sur le nerf isolé du Crabe. *C. R. Soc. Biol.*, 115, 34.
- AUTRUM H. — 1948 a. Discrimination des fréquences par l'œil d'Insecte. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math-Phys.*, 2, 8.
- 1948 b. Discrimination des fréquences par l'œil d'Insecte. *Nachr. Akad., Wiss. Göttingen, Math-Phys.*, 2, 13.
1949. Visual discrimination during flight. *Experientia*, 5, 271.
1950. E.R.G. and vision. *Zeitschr. Vergleich Physiol.*, 32, 3, 176.
- AUTRUM H., STUMPF M. — 1950. Lumière polarisée et œil d'Abeille. *Zeitschr. Naturforsch.*, 5 b, 2, 116.
- BENOIT P.H., CORABOEUF E. — 1955. Modifications électrotoniques du potentiel de pointe et du potentiel consécutif de la fibre musculaire striée. *C.R. Soc. Biol.*, 149, 1435.
- BENOIT P.H., CORABOEUF E., ETZENSPERGER J. — 1955. Données microphysiologiques sur la fibre musculaire striée. Congrès de Microbiologie (sous presse).

- BENOIT P.H., ETZENSPERGER J., AUDIBERT M.L. — 1954. Action du gaz carbonique, des ions bicarbonate et hydrogène sur la fibre musculaire striée de Grenouille. Effets sur la rhéobase de la courbe a. *C.R. Soc. Biol.*, 148, 543.
- BERESINA M. — 1932. — The resting heat production of nerve. *J. of Physiol.*, 76, 170.
- BERESINA M., FENG T.P. — 1933. The heat production of Crustacean nerve. *J. of Physiol.*, 77, 111.
- BLAIR E.A., ERLANGER J. — 1933. A comparison of the characteristics of axons through their individual electrical responses. *Amer. J. of Physiol.*, 106, 524.
- BOISTEL J. — 1953. Etude fonctionnelle des terminaisons sensorielles des antennes d'Hyménoptères. *C.R. Soc. Biol.*, 147, 1683.
- BOISTEL J., CORABOEUF E. — 1953. L'activité électrique dans l'antenne isolée de Lépidoptère au cours de l'étude de l'olfaction. *C.R. Soc. Biol.* 147, 1172.
- BOISTEL J., LECOMTE J., CORABOEUF E. — 1955. Quelques aspects de l'étude électrophysiologique des récepteurs sensoriels des antennes d'Hyménoptères. *Insectes sociaux*, 3, 25.
- BONE G.J. — 1945. Sodium to potassium ratio and diet. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 75, 123.
- BREMER F., TITECA J. — 1946. Etude oscillographique de la paralysie thermique du nerf. *Arch. Intern. de Physiol.* 54, 237.
- BUSNEL R.G. — 1954. Colloque sur l'acoustique des Orthoptères. Institut National de la Recherche Agronomique.
- CARDOT H. — 1912. Modification de l'excitabilité nerveuse par action du CO_2 au niveau des électrodes. *J. Physiol. et Path. Gén.*, 14, 737.
- CHAPMAN J.A., CRAIG R. — 1953. An electrophysiological approach to the study of chemical sensory reception in certain Insects. *The Canadian Entomologist*, 85, n° 5.
- COLE K.S. — 1942. Membrane resting and action potentials from the Squid giant axons. *J. Cell. and Comp. Physiol.* 19, 135.
- COLE W.H. — 1940. Ionic analysis of blood of marine animals. *J. of Gen. Physiol.*, 23, 575.
- CONWAY E.J. — 1945. Electrolytes in muscle and plasma, Frog, Rat. *Biol. Rev.*, 20, 56.
- COOK P.M. — 1951. Observations on giant fibers of the nervous system of *Locusta migratoria*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 92, n° 3.
- COOMBS J.S., ECCLES J.C., FATT P. — 1955. The electrical properties of the motoneurone membrane. *J. of Physiol.* 130, 291.
- CORABOEUF E. — 1952. Analyse électrophysiologique de l'action de l'anhydride carbonique sur le nerf isolé. *Thèse de Sciences*, Paris.
1953. Actions spécifiques respectives du CO_2 et du pH sur les fibres nerveuses. *C.R. Soc. Biol.*, 147, 1033.
- CORABOEUF E., BOISTEL J. — 1956. Polarisation et activité électrique des fibres nerveuses myélinisées uniques, étudiées à l'aide de micro-électrodes jumelées. *J. Physiol.*, Fr., 48, 461.
- CORABOEUF E., BOISTEL J., WALLON G. — 1955. L'action complexe de l'anhydride carbonique sur le tissu nerveux. *C.R. Soc. Biol.*, 149, 1869.

- CORABOEUF E., OTSUKA M. — 1956. L'action des solutions hyposodiques sur les potentiels cellulaires de tissu cardiaque de Mammifères. *C.R. Acad. Sci.*, 243, 441.
- CORABOEUF E., WEIDMANN S. — 1949. Potentiel de repos et potentiels d'action du muscle cardiaque, mesurés à l'aide d'électrodes intracellulaires. *C.R. Soc. Biol.*, 143, 1329.
- DAKSHINAMURTY S. — 1947. The common house-fly, its behaviour to temperature and humidity. Thesis for the Ph. D. degree.
- DAVIS H., PASCUAL W., RICE L.H. — 1928. Quantitative studies of nerve impulse. III. The effect of carbon dioxide on the action current of medullated nerve. *Am. J. of Physiol.*, 86, 706.
- DEL CASTILLO J., HOYLE G., MACHNE X. — 1953. Neuromuscular transmission in a Locust. *J. of Physiol.*, 121, 539.
- DESMEDT J.E. — 1953. Electrical activity and intracellular sodium concentration in frog muscle. *J. of Physiol.*, 121, 191.
- DETHIER V.G. — 1954. The physiology of olfaction in Insect. *Ann. of the N.Y. Acad. Sc.*, 58, N° 2, 139.
- DIRKEN M.N.J. — 1922. Température et consommation d'oxygène dans le cas des Poïkilothermes. *Arch. Neerland. Physiol.*, 7, 126.
- DRAPER M.H., WEIDMANN S. — 1951. Cardiac resting and action potentials recorded with an intracellular electrode. *J. of Physiol.*, 115, 74.
- DRESDEN D. — 1949. Physiological Investigations into the action of D.D.T. Van der Wiel, Arnhem.
- EDWARDS G.A. — 1946. Temperature and oxygen consumption. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 27, 53.
- EICHELBERGER L., RICHTER R.B. — 1944. Water, electrolytes, in brain of dogs. *J. Biol. Chem.* 154, 21.
- ELLINGER T. — 1915. Métabolisme de repos et température. *Zeitschr. Phys. u. Chem. Biol.*, 2, 85.
- EPHRUSSI B., BEADLE G.W. — 1936. Transplantation technique *Drosophila*. *Am. Nature*, 70, 218.
- ERLANGER J., GASSER H.S. — 1937. Electrical signs of nervous activity. Univ. of Penn. Press, Philadelphia.
- FESSARD A. — 1936. Propriétés rythmiques de la matière vivante. II. Nerfs isolés. Deuxième partie, nerfs non myélinisés. Hermann et Cie, Paris.
- FRINGS H. — 1944. Location of olfactory organs, Honey-bee. *J. Exp. Zool.*, 97, 123.
- FRISCH, K. Von. — 1919. Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jahrb. Abt. Allgem. Zool. Physiol.*, 37, 1-238.
1921. Über der Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. *Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool. Physiol.*, 38, 1-68.
1948. Aus dem leben der Bienen (Wien).
1950. Bees, their vision, chemical senses, and language. Cornell Univ. Press, Ithaca, N.Y.
- FURUSUWA K. — 1929. After-potential in Crustacean nerve; effect of anoxia. *J. of Physiol.*, 67, 325.

- GAILLARD R., LAGET P., SAUMONT R. — 1953. Différenciation fonctionnelle des nerfs de Mammifères, d'après l'évolution de leurs potentiels consécutifs sous l'effet du refroidissement. *C.R. Soc. Biol.*, 147, 1876.
- GASSER H.S. — 1956. Olfactory nerve fibers. *J. of Gen. Physiol.*, 39, 473.
- GASSER H.S., ERLANGER J. — 1930. The ending of the axon potential and its relation to other events in nerve activity. *Am. J. of Physiol.*, 94, 247.
- GEBHARDT H. — 1953. Die Lage der Wichtigsten Thermoreceptoren bei einigen Insekten. *Zool. Jahrb., Allg. Zool. Physiol., Tiere, Dtsch.*, 63, 558.
- GERARD R.W. — 1930. The response of nerve to oxygen lack. *Am. J. of Physiol.*, 92, 498.
- GORDON H.T., WELSH J.H. — 1948. Ions and axon reactions to toxins. *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 31, 395.
- GUNN D.L., COSWAY C.A.G. — 1938. Temperature and humidity relations, roach. *J. Exp. Biol.*, 15, 555.
- HAGIWARA S. — 1953. Neuromuscular transmission in Insects. Japan. *J. of Physiol.*, 3, n° 4.
- HAGIWARA S., WATANABE A. — 1954. Action potential of Insect muscle examined with intracellular electrode. Japan. *J. of Physiol.*, 4, 1.
- HARTLINE H.K. — 1930. Dark adaptation and E.R.G., Limulus. *J. of Gen. Physiol.*, 13, 379.
1934. Intensity and duration in excitation, photoreceptors. *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 5, 229.
- HAZELHOFF E.F. — 1953. Floculation in a Bee-hive during Summer. *Physiol. Comp. et Ecol.*, 3, 343.
- HODGKIN A.L. — 1938. The subthreshold potentials in a Crustacean nerve fibre. *Proc. of the Roy. Soc. London*, 126, 87.
1939. The relation between conduction velocity and the electrical resistance outside a nerve fiber. *J. of Physiol.*, 94, 560.
1947. The membrane resistance of a non-medullated nerve fibre. *J. of Physiol.*, 106, 305.
1950. Ionic exchange and electrical activity in nerve and muscle. Colloque International d'Electrophysiologie, 7.
- HODGKIN A.L., KATZ B. — 1949 a. The effect of sodium ions on the activity of the giant axon of the Squid. *J. of Physiol.*, 108, 37.
- 1949 b. The effect of temperature on the electrical activity of the giant axon of the Squid. *J. of Physiol.*, 109, 240.
- HODGKIN A.L., HUXLEY A.F., KATZ B. — 1950. Ionic currents underlying activity in the giant axon of the Squid. Colloque International d'Electrophysiologie, 7.
- HOYLE G. — 1952. Potassium and nerve. *Nature*, 169, 281.
1953. Potassium ions and Insect nerve muscle. *J. Exp. Biol.*, 30, 121.
- HOYLE G. — 1955. The anatomy and innervation of locust skeletal muscle. *Proc. Roy. Soc., B.* 143, 281.
- HUGHES G.M. — 1952. Differential effects of direct currents on Insect ganglia. *J. Exp. Biol.*, 29, n° 3, 387-402.
1953. Giant fibres in Dragonfly Nymphs. *Nature*, 171, 87.
- HUXLEY A.F., STAMPFLI R. — 1951. Effect of potassium and sodium on resting and action potentials of single myelinated nerve fibers. *J. of Physiol.*, 112, 496.

- JASPER H.H., MONNIER A.M. — 1953. Pseudo-chronaxies des systèmes neuromusculaires des Crustacés dues à la réponse rythmique du nerf. *C.R. Soc. Biol.*, 122, 233.
1938. Transmission of excitation between excised non myelinated nerves. An artificial synapse. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 11, 259.
- JENERICK H.P., GERARD R.W. — 1953. Membrane potential and threshold of single muscle fibers. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 42, 79.
- JONHSON G.E. — 1924. Giant nerve fibers in Crustaceans, with special references to *Cambarus* and *Palaemonetes*. *J. Comp. Neurol.*, 36, 323.
1926. Studies on the functions of the giant fibers of Crustaceans, with special reference to *Cambarus* and *Palaemonetes*. *J. Comp. Neurol.*, 42, 19.
- KATO G. — 1934. The microphysiology of nerve. Maruzen, Tokyo.
- KENNEDY J.S. — 1937. Humidity reactions, Locusts. *J. Exp. Biol.*, 14, 187.
- KEY K.H.L. — 1936. Experimental studies on locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides*. *Bull. Entom. Res.*, 27, 399.
- LAGET P. — 1949. Potentiel de membrane et amortissement de la fibre nerveuse. *Arch. Sci. Physiol.*, 3, 397.
1950. L'amortissement des nerfs de Mammifères. *J. Physiol.*, 42, 623.
1951. Contribution à l'étude du fonctionnement du nerf isolé de Mammifère. *Arch. Int. di Studi Neurol.*, 1, n° 3, 1.
1956. Effet des variations lentes de température sur les nerfs périphériques. *J. Physiol.*, 48, 594.
- LAGET P., GAILLARD R. — 1950 a. Effets de concentrations variées de CO_2 sur différents types de nerfs de Mammifères. *J. Physiol.*, 42, 626.
- LAGET P., LAVIGNE S. — 1950 b. Précisions sur les limites d'action de l'anhydride carbonique sur les nerfs périphériques de Batraciens et de Mammifères. *C.R. Soc. Biol.*, 144, 810.
- LAGET P., VIANNA U., LAVIGNE S. — 1951. Effets protecteurs de l'anhydride carbonique vis-à-vis de la dépolarisation anoxique des racines rachidiennes des Mammifères. *C.R. Soc. Biol.*, 145, 629.
- LAPICQUE L., LEGENDRE R. — 1913. Relation entre le diamètre des fibres nerveuses et leur rapidité fonctionnelle. *C.R. Acad. Sci.*, 47, 1163.
- LAVIGNE S., CORABOEUF E. — 1955. Action comparée du gaz carbonique sur les fibres nerveuses motrices et sensitives des Crustacés. *J. de Physiol.*, 47, 209.
- LE BIGOT L. — 1953. Les particularités de l'atmosphère interne des ruches. *L'Apiculteur*, Sect. Scientifique.
- LEGOUX J.P. — 1951. L'inhibition anélectrotonique. Test sensible de l'état physiologique de la fibre nerveuse. III. Mise en évidence d'un équilibre O_2 - CO_2 . *C.R. Soc. Biol.*, 145, 788.
1955. Hystérésis thermique de l'excitabilité nerveuse, révélée par le test de l'inhibition anodique. *C.R. Soc. Biol.*, 149, 29.
- LEGOUX J.P., THIEULIN R. — 1951 a. L'inhibition anélectrotonique, test sensible de l'état physiologique de la fibre nerveuse. Son emploi à l'étude de l'action du CO_2 . *C.R. Soc. Biol.*, 145, 251.

- 1951 b. L'inhibition anélectrotonique, test sensible de l'état physiologique des fibres nerveuses. Application à l'étude des modifications produites par les variations de température. *C.R. Soc. Biol.*, 145, 975.
- 1951 c. L'inhibition anélectrotonique, test sensible de l'état physiologique de la fibre nerveuse. II. Application à l'étude du mécanisme de l'action du gaz carbonique. *C.R. Soc. Biol.*, 145, 548.
- LEVIN A. — 1927. After-potentials of Crustacean nerve. *J. of Physiol.*, 63, 113.
- LORENTE DE NO R. — 1947. Study of nerve Physiology. Studies from the Rockefeller Institute for Medical Research, 131, 132.
- LOTMAR R. — 1939. — Der Eiweiss Stoffwechsel im Bienenvolk (*Apis mellifica*), Während der Ueberwinterung. *Landw. Jahrb. der Schweiz*, 34.
- LUNDBERG A. — 1948. Potassium and the differential thermosensitivity of membrane potential, spike and negative after-potential in Mammalian A and C fibres. *Acta Physiol. Scand.*, 15, suppl. 50.
- LUNDBERG A., LAGET P. — 1949. L'influence du rapport calcium-potassium sur la thermosensibilité de la réponse propagée, le potentiel de membrane et l'activité rythmique spontanée des racines rachidiennes de Mammifères. *Arch. Sc. Physiol.*, 3, 193.
- MARUHASHI J., MIZUGUCHI K., TASAKI I. — 1952. Action currents in single afferent nerve fibres elicited by stimulation of the skin of the toad and the cat. *J. of Physiol.*, 117, 129.
- MIKALONIS S.J., BROWN R.H. — 1941. Acetylcholine and cholinesterase, nervous system. *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 18, 401.
- MONNIER A.M., BONNET V. — 1947. Action décalcifiante des phosphates et son rôle fonctionnel. *Arch. Sc. Physiol.*, 1, 91.
- MONNIER A.M., COPPEE G. — 1938. Relation entre la rythmicité de la réponse nerveuse et les phénomènes de résonance. *Ann. de Physiol.*, 14, 595.
1939. Nouvelles recherches sur la résonance des tissus excitables. I. Relation entre la rythmicité de la réponse nerveuse et la résonance. *Arch. Intern. de Physiol.*, 48, 129.
- MONNIER A.M., CORABOEUF E. — 1948. Signification fonctionnelle de l'amortissement des processus d'excitation. *J. de Physiol.*, 40, 269 A.
- MONNIER A.M., DUBUISSON M. — 1931 a. L'électrocardiogramme de *Limulus polyphemus*, étudié au moyen de l'oscillographe cathodique. *Arch. Intern. de Physiol.*, 33, 282.
- 1931 b. Etude à l'oscillographe cathodique des nerfs pédieux de quelques Arthropodes. *Arch. Intern. de Physiol.*, 34, 25.
- MONNIER A.M., LAGET P. — 1949. Potentiel de membrane et amortissement. *J. Physiol.*, 41, 238.
- NASTUK W.L., HODGKIN A.L. — 1950. The electrical activity of single muscle fibres. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 35, 39.
- NETTER H. — 1928. — Über den Ruhestrom des Nerven und die Ionen-permeabilität seiner Hüllen. *Pflüger's Arch.*, 218, 310.
- NICHOLSON A.J. — 1934. The influence of temperature on the activity of sheep-blowflies. *Bull. Entom. Res.*, 25, 85.
- OTSUKA M. — Communication personnelle.

- PRAT H. — 1954. Analyse microcalorimétrique des variations de la thermogénèse chez divers Insectes. *Canad. J. of Zool.*, 32, 172.
- PRINGLE J.W.S. — 1938 a. Mechanoreceptors on palp, roach. *J. of Exp. Biol.*, 15, 101.
- 1938 b. Campaniform sensilla on legs, roach. *J. of Exp. Biol.*, 15, 114.
1939. Motor mechanism of leg. *J. of Exp. Biol.*, 16, 220.
1940. Reflex mechanism of leg. *J. of Exp. Biol.*, 17, 8.
- PROSSER C.L. — 1934. Spontaneous impulses in nervous system, Crayfish. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 4, 185.
1939. Synaptic delay and facilitation in Crayfish ganglia. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 7, 95.
1940. Chemical action and synaptic transmission, Crayfish. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 16, 25.
1943. Action of salts on ganglia, Crayfish. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 22, 131.
- PUMPHREY R.J. — 1936. Adaptation, tactile receptor, roach. *J. of Physiol.*, 87, 15.
- PUMPHREY R.J., RAWDON-SMITH A.F. — 1936 a. Sensitivity to sound. *Nature*, 137, 990.
- 1936 b. Response of auditory receptors. *Proc. Roy. Soc., London*, B 121, 18.
1937. Synaptic transmission of nerve impulses through the last abdominal ganglion of the Cockroach. *Proc. Roy. Soc., London*, B 122, 106.
- PUMPHREY R.J., YOUNG J.Z. — 1938. Velocity of fibers of various diameters. *J. Exp. Biol.*, 15, 453.
- QUINN E.L., JONES C.L. — 1936. Carbon dioxide. Reinhold Publishing Corporation.
- RIBBANDS C.R. — 1955. The scent perception of the Honey-bee. *Proc. Roy. Soc., London*, 143, 367.
- RICHARDS A.G. — 1952. Studies on Arthropod cuticle. VIII. The antennal cuticle of Honey-bees, with particular reference to the sense plates. *Biol. Bull.*, 103, 201.
- ROEDER K.D. — 1941. Cations and spontaneous activity of nervous system, Crayfish. *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 18, 1.
- 1948 a. Giant fiber system, Roach. *J. of Exp. Zool.*, 108, 243.
- 1948 b. Effect of cations on nervous system (Roach). *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 31, 327.
- 1948 c. Anticholinesterases and nerve activity, Roach. *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 83, 587.
1953. *Insect Physiology*, John Wiley et Sons, N.Y.
- ROEDER K.D., KENNEDY N.K., SAMSON E.A. — 1947. Synaptic conduction, drug action, Roach. *J. of Neurophysiol.*, 10, 1.
- ROEDER K.D., ROEDER S. — 1939. Electrical activity, nerve cord, Roach. *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 14, 1.
- ROEDER K.D., WEIANT E.A. — 1946. Site of action, D.D.T., Roach. *Science*, 103, 304.
1948. Site of action, D.D.T., Roach. *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 32, 175.
- ROTH M.L. — 1948. Sexual behaviour, Aedes (Diptera). *Amer. Midland Nat.*, 40, 265.

- ROYS C. — 1954. Olfactory nerve potentials, a direct measure of chemoreception in Insects. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 58, n° 2, 250.
- SCHALLEK W., WIERSMA C.A.G. — 1948. The influence of various drugs on a crustacean synapse. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 31, 35.
- SCHALLEK W., WIERSMA C.A.G., ALLES GORDON A. — 1948. Blocking and protecting actions of amines and ammonium compounds on a crustacean synapse. *Proc. of the Soc. for Exp. Biol. and Med.*, 68, 174.
- SCHNEIDER D., HECKER E. — 1956. Zur Elektrophysiologie der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* bei Reizung mit angereicherten Extrakten des Sexuallockstoffes. *Z.f. Nat.* 11 b, n° 3, 121.
- SCHNEIDER D., KAISLING K.S. — 1956. Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L., *Zool. Jahrb.*, 75, 287.
- SHANES A.M., BROWN D.E.S. — 1942. The effect of metabolic inhibitors on the resting potential of Frog nerve. *J. of Cell. and Comp. Physiol.*, 19, 1.
- SLIFER E.F. — 1951. Some unusual structures in *Locusta migratoria migratorioides* and their probable functions as thermoreceptors. *Proc. Roy. Soc.*, London, 138, 414.
- STAMPLI R. — 1946. Untersuchungen an der einzelnen, lebenden Nervenfasern des Frosches. *Helv. Physiol. Pharmacol. Acta*, 4, 411.
- STRAUB R. — 1956. The action of CO₂ and pH on the resting potential of myelinated nerve fibres. 20^e Congrès International de Physiologie, Bruxelles.
- STUMPER R. — 1922. Influence de la température sur l'activité des Fourmis. *C.R. Soc. Biol.*, 85, 9.
- TASAKI I. — 1939. Electrical stimulation and the excitatory process in the nerve fiber. *Am. J. of Physiol.*, 125, 380.
- TAUC V. — Communication personnelle.
- TOBIAS J.M. — 1948 a. Potassium, sodium and water balance, Roach. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 31, 125.
- 1948 b. High potassium and low sodium in tissues, changes on pupation, Silkworm. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 31, 143.
- TOBIAS J.M., KOLLROS J.J., SAVIT J. — 1946. Acetylcholine and D.D.T., Roach, Fly and Crayfish. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 28, 159.
- UCHIYAMA H., KATSUKI Y. — 1956. Recording of action potentials from the antennal nerve of Locusts by means of microelectrodes. *Physiol. Comp et Oecol.*, 4, 154.
- VOGEL R. — 1923. Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. *Z. Wiss. Zool.*, 120, 281.
- WALLA F. — 1948. Der Kohlensäuregehalt in verschlossenen Bienstöcken während des Winters. *Bienenfater*, 73, 331.
- WEIDMANN S. — 1951. Effect of current flow on the membrane potential of cardiac muscle. *J. of Physiol.*, 115, 227.
- WELSH J.H., GORDON H.T. — 1947. Mode of action of insecticides, axon. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 30, 147.
- WEVER E.G., BRAY C.W. — 1933. Method, study of hearing. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 4, 79.

- WIERSMA C.A.G. — 1947. Giant nerve fiber system of the Crayfish; a contribution of comparative physiology of synapse. *J. Neurophysiol.*, 10, 23.
1949. Synaptic facilitation in the Crayfish. *J. Neurophysiol.*, 14, 267.
- WIERSMA C.A.G., SCHALLEK W. — 1947. Protection of synaptic transmission against block by nicotine. *Science*, 106, 421.
- WOODBURY J.W. — 1952. Direct membrane resting and action potentials from single myelinated nerve fibers. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 39, 323.
- ZHUKOV E.K. — 1937. After positivity in Crab nerve. *Bull. Biol. Med. Exp.*, Moscow, 3, 297.
- ZOTTERMAN Y. — 1939. Touch, pain and tickling : an electrophysiological investigation on cutaneous sensory nerves. *J. of Physiol.*, 95, 1.

TABLE DES MATIERES

Avant-propos	7
Introduction	9
<i>Données électrophysiologiques actuelles sur le système nerveux et les organes sensoriels des insectes</i>	11
I. — Electrophysiologie nerveuse	11
II. — Recherches d'électrophysiologie sensorielle	21

Première partie

TISSUS NERVEUX ET TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES

CHAPITRE I : <i>Matériel expérimental</i>	25
I. — La chaîne ganglionnaire de Blatte	25
II. — Le nerf cercal de <i>Blabera fusca</i>	30
III. — La chaîne ganglionnaire et le nerf de la patte sauteuse de Criquet	30
IV. — Antennes de <i>Bombyx mori</i> , de <i>Vespa vulgaris</i> , d' <i>Apis mellifica</i>	33
CHAPITRE II : <i>Cuves et électrodes</i>	34
CHAPITRE III : <i>Appareillage électrique</i>	37

Deuxième partie

CARACTÉRISTIQUES FONCTIONNELLES DES FIBRES NERVEUSES D'INSECTES

CHAPITRE I : <i>Résultats obtenus dans des conditions normales</i>	41
1. — Valeur du potentiel de membrane de la fibre géante de Blatte	42
2. — Caractéristiques du potentiel d'action	42
3. — Vitesse de conduction	46
4. — Mesure de la période réfractaire	46
5. — Etude de l'amortissement	47

CHAPITRE II : <i>Modifications expérimentales des caractéristiques fonctionnelles des fibres nerveuses d'Insectes</i>	53
I. — Effet du remplacement de l'ion sodium par l'ion choline	53
II. — Action de la polarisation anodique	55
III. — Action de l'anhydride carbonique	59
1. — Rappel des données principales concernant l'effet du CO ₂	59
2. — Action de l'anhydride carbonique sur le tissu nerveux d'Insecte	61
3. — Etude de quelques facteurs modifiant l'action de l'anhydride carbonique sur le tissu nerveux isolé	72
4. — Discussion	75
IV. — Action de la température	77
1. — Résumé des travaux effectués sur les nerfs de Batraciens	77
2. — Technique	78
3. — Résultats	79
a) Variations du potentiel de membrane dans le cas de la fibre géante de Blatte	79
b) Modifications de la durée du potentiel d'action	81
c) Modifications de la forme et de la durée du potentiel consécutif	81
d) Tendance à l'autorythmicité après plusieurs alternances de température	83
e) Variations du seuil d'excitabilité	84
f) Effets de températures basses sur le seuil d'excitabilité d'une chaîne ganglionnaire de Blatte conservée dans un liquide physiologique contenant trois fois plus de calcium que le Ringer normal	87
g) Action simultanée de l'anhydride carbonique à 15 % et de la température sur les seuils d'excitabilité de la chaîne ganglionnaire de Blatte ..	89
4. — Discussion	89
Discussion générale	92

Troisième partie

ELECTROPHYSIOLOGIE SENSORIELLE D'INSECTE

<i>Introduction</i>	101
---------------------------	-----

CHAPITRE I : <i>Données anatomiques succinctes sur les récepteurs tactiles et olfactifs des Lépidoptères et des Hyménoptères</i>	103
I. — Anatomie de l'antenne de Bombyx du Mûrier	103
II. — Anatomie de l'antenne d'Abeille	103
CHAPITRE II : <i>Rappel des données sur l'olfaction des Insectes, obtenues par l'étude du comportement</i>	105
I. — Localisation des organes de l'odorat	105
II. — Acuité olfactive des antennes d'Abeille	105
CHAPITRE III : <i>Rappel des données électrophysiologiques acquises dans le domaine de l'olfaction et du toucher chez différentes espèces animales</i>	107
I. — Les récepteurs olfactifs	107
II. — Les récepteurs tactiles	108
CHAPITRE IV : <i>Résultats expérimentaux</i>	110
I. — Activité électrique spontanée. Caractères des potentiels d'action	110
II. — Effets de l'anhydride carbonique	112
III. — Mise en évidence des récepteurs tactiles	114
IV. — Mise en évidence des récepteurs olfactifs	117
1. — Caractéristiques des réponses	117
2. — Activité électrique obtenue sous l'effet de différentes substances odorantes	119
3. — Influence de la saison durant laquelle sont effectués les essais sur les caractéristiques des réponses olfactives	119
4. — Influence de l'atmosphère gazeuse environnante sur la sensibilité olfactive de l'antenne	121
Discussion	124
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	127
BIBLIOGRAPHIE	135

